DIE PIGMENTWANDERUNG IM AUGE VON PALAEMON SQUILLA

AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUTE DER K. K. DEUTSCHEN UNIVERSITÄT IN PRAG

VON

M. ADELINA MOSSLER

Mit 3 Tafeln und 6 Textfiguren

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 12. JUNI 1914

Die Pigmentwanderung in Fazettenaugen ist keine neue Erscheinung mehr. Wenn sich die Verfasserin diesem Thema zuwandte, so geschah es aus dem Grunde, weil sich einesteils bei der neuesten Bearbeitung des *Palaemon*-Auges durch Trojan (1912) für die Form und Anordnung der Pigmentzellen neue Anhaltspunkte für die jeweiligen Veränderungen jener Gebilde unter dem Einflusse des Lichtes, beziehungsweise der Dunkelheit, ergaben und weil es andernteils von Interesse war, nachzusehen, ob und inwieweit eine Gesetzmäßigkeit an jenem Phänomen festgestellt werden könne. Das Endziel dieser Untersuchungen sollte die graphische Darstellung der Pigmentwanderung im Fazettenauge von *Palaemon squilla* und womöglich die Aufstellung eines Gesetzes bilden. Vorbildlich waren die Studien einiger Autoren der letzten Jahre auf diesem Gebiete, die, wenn auch nicht alle, meist zu positiven Resultaten führten. So stellte Fröschel (1908) Versuche über die heliotropische Präsentationszeit an, worunter er jene kürzeste Induktionszeit versteht, während welcher man einen bestimmten Pflanzenkeimling reizen muß, um eben noch eine Krümmung zu induzieren. Blaauw (1909) arbeitete in ähnlicher Weise über »die Perzeption des Lichtes«. Beide experimentierten mit Keimlingen, die bei vollständiger Dunkelheit gesät, dann verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt, ungleiche Reizdauer verlangten, damit die Reaktion (Krümmen der einseitig beleuchteten Pflanzenstengel) erfolge. Die wichtigsten Resultate der oben genannten Autoren sind kurz gefaßt folgende: »Die Präsentationszeit fällt mit steigender Intensität ziemlich angenähert nach einer gleichseitigen Hyperbel ab, die die Ordinatenachsen zu Asymptoten hat (Hyperbelgesetz), oder: Um bei verschiedenen Intensitäten noch eben merkliche Reaktionen zu erzielen, muß, analog dem Bunsen-Roscoe'schen Gesetze $It = I't'$, das Produkt aus Lichtintensität und Reizdauer stets den gleichen Wert haben Dieses von Bunsen und Roscoe aufgestellte Gesetz bezieht sich auf photochemische Wirkungen, indem sie als Ergebnis ihrer Untersuchungen fanden: »daß innerhalb sehr weiter Grenzen gleichen Produkten aus Intensität und Insolationsdauer gleiche Schwärzungen auf Chlorsilberpapier von gleicher

Sensibilität entsprechen.« Auch Nernst und Ostwald formulierten dieselbe Gesetzmäßigkeit in ähnlicher Weise. Während Fröschel zunächst die Kurve aufstellte und dann daraus das mathematische Gesetz formulierte, fanden Bach und Linsbauer als Ergebnis ihrer Experimente ähnliche Kurven, ohne dafür eine mathematische Begründung aufzusuchen. Ersterer untersuchte den Zusammenhang zwischen Präsentationszeit und Zentrifugalkraft, behandelte also analog den geotropischen Reizvorgang, letzterer die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Lichtintensität für Anthokyanbildung. Bréguet und Richet suchten zu ermitteln, ob Lichtreize von sehr kurzer Dauer vom menschlichen Auge perzipiert werden oder nicht. Es würde nicht überraschen, wenn Versuche mit dem menschlichen Auge zu anderen Resultaten geführt hätten, da zwei durchaus nicht homologe Gebilde, nämlich Pflanzenzellen und Gesichtszellen, auf Reizbarkeit miteinander verglichen werden; bei letzterer spielt überdies die Subjektivität des Menschen eine große Rolle. Nichtsdestoweniger aber kamen die beiden genannten Autoren zur Bestätigung obiger Gesetze, demzufolge Reizdauer und Reizintensität innerhalb bestimmter minimaler Zeitgrenzen einander verkehrt proportioniert sind. Grijns und Noyons (1905) bestimmten die absolute Quantität-Energie, die dem Auge zugeführt werden muß, damit eine Empfindung erregt würde. Ihre Ergebnisse stehen jedoch in Widerspruch mit dem bisher Referierten, da sie fanden, daß die Quantität-Energie an der Grenze des Sichtbaren nicht konstant sei. Allein die gleiche Frage wurde noch zweimal experimentell aufgenommen von J. v. Kries (1906) und von O. Weiß und Ernst Laqueur (1908) und auch sie fassen ihre Resultate in den Satz zusammen: Das Produkt aus Lichtmenge und Dauer der Belichtung bei Minimalerregungen ist konstant.

Weniger zahlreich sind auf diesem Gebiete tierphysiologische Experimente. Über die photoelektrische Reaktion des Auges an *Hyla arborea* (Laubfrosch) liegen Untersuchungen von de Haas vor. Er beschäftigte sich mit der quantitativen Bestimmung zwischen Lichtreizen und dem Retinastrom. Dauer und Stärke des Lichtreizes wurden variiert und zwar so, daß das Produkt aus beiden konstant blieb. Darauf wurde bestimmt, ob der Ausschlag, den man am Galvanometer beobachtete, immer dieselbe Zahl anzeigte. Hierbei fand er für die Reizdauer von 0·01 bis 0·36 Sekunden durchaus konstanten Ausschlag. Er untersuchte dann ferner, inwieweit diese Regel gültig bleibe, und zog den Schluß, daß (bei kürzerer Belichtungsdauer als 8 Sekunden) der Effekt nur durch die ganze Lichtenergie bestimmt werde, dieses Gesetz aber für längere Zeiten nicht mehr gelte (nach Blaauw). Nun darf man aber nicht erwarten, daß die Wirkung proportional der Reizursache wachse, das deutet schon Fröschel (1908, p. 21) an, wenn er sagt: »Es wäre der Schluß, daß die doppelte Lichtmenge die doppelte Erregung hervorrufe, gewagt« und Demoll (1910, p. 456) bemerkt, da er bei der Pigmentwanderung die Erscheinung der Pseudopupille behandelt: »Wenn auch die Wirkung dieser beobachteten Pigmentwanderung allein mit dem an der leuchtenden Pseudopupille zu beobachtenden Effekt nicht ohne weiteres in befriedigenden Zusammenhang zu bringen ist, so können wir doch mit Sicherheit behaupten, daß es sich darum handelt, bei Hellstellung die Reizstärke nicht proportional der Lichtintensität wachsen zu lassen, sondern in demselben Maße, wie diese zunimmt, durch veränderte Pigmentstellung zu bewirken, daß ein immer geringerer Bruchteil des von einem Objekt ausstrahlenden Lichtes als Reiz zu wirken vermag.«

Aus allen hier zitierten Untersuchungen der Sinnesphysiologie geht hervor, daß zu einer minimalen Gesichtsempfindung eine ganz bestimmte konstante Lichtmenge erforderlich ist. Und speziell das, was am inversen Blasenauge der Vertebraten ermittelt wurde, kann auch als Richtschnur für die Untersuchung am Fazettenauge gelten, denn es besteht hiezu eine Berechtigung, insofern auch in diesem Auge das Pigment Wanderungen vollführt, ja zum Teil sogar die Einrichtung der Pupille total zu ersetzen scheint. Immerhin darf der Vergleich nicht allzuweit gehen, da gerade der Ersatz der einfachen Regulierung der Pupillenweite durch Pigment-, beziehungsweise Tapetumwanderung im Fazettenauge kompliziertere Verhältnisse schafft; aber auch aus dem Grunde, weil uns über die quantitativen Beziehungen zwischen Lichtreizen und den Netzhautveränderungen wie die Zapfenkontraktion, Pigmentwanderung und Bleichung des Sehpurpurs noch sehr wenig bekannt ist.

Was aber eine zahlenmäßige Darstellung der Pigmentwanderung in Arthropodenaugen anbelangt, ist eine solche nur von zwei Autoren bisher versucht worden. Parker (1897, p. 285) verfolgte die Prozesse im Auge von *Palaemonetes* und stellte Messungen an. Er schreibt: »Die distale und proximale Wanderung der Zellen ist schwer zu bestimmen, weil sie von einer Verlängerung und Verkürzung derselben begleitet ist; wenn man den Nucleus als fixen Punkt der Zelle annimmt, so beträgt die maximale Distanz der Wanderung 50 μ.« Die genaueren Resultate wurden in mehreren Tabellen übersichtlich gemacht, deren Angaben später bei der Diskussion meiner eigenen Befunde zur Sprache kommen werden.

Day (1911) suchte zu bestimmen, ob verschiedene Regionen des Spektrums, auf gleiche Intensität zurückgeführt, äquivalent seien für das Hervorrufen der Pigmentwanderung und wenn nicht, welche spektralen Bezirke am wirksamsten seien. Obwohl er seine Experimente insofern exakter ausführte, als er eben jenen bisher nicht oder ungenügend beachteten Faktor, die Intensität des farbigen Lichtes, mittels des thermoelektrischen Apparates von Boys, dem sogenannten Radiomikrometer, genau messen konnte, so stimmen dennoch seine Resultate im wesentlichen mit denen seiner Vorgänger überein, daß nämlich verschiedene Gebiete des Spektrums bei gleicher Intensität verschiedene Grade von Pigmentwanderung erzeugen, daß blau-violett wirksamer als rot sei. Die Wirkungen von blau, violett, grün und gelb unterschieden sich nur wenig voneinander, doch wirkte violett (ultraviolett) am kräftigsten. Day fiel auch auf, daß der Grad der Pigmentwanderung von der physiologischen Beschaffenheit des Tieres abhing, und diese bei einem gesunden Tiere schneller erfolgte. Die ausführlichen Ergebnisse seiner Versuchsserien gibt Day in besonderen Tabellen wieder.

Material und Technik.

Meine Experimente beziehen sich ausschließlich auf *Palaemon squilla,* die sich als ausgezeichnete Versuchsobjekte erwiesen und die mir von dem Vorstand der zoologischen Station in Triest, Herrn Prof. Dr. Cori, in freundlichster Weise in reichlicher Anzahl zur Verfügung gestellt wurden, wofür ich ihm an dieser Stelle bestens danke.

Da für meine Experimente vor allem der plötzliche Eintritt des Todes der Versuchstiere in Betracht kam, so wurden diese in heißer, konzentrierter Sublimatlösung getötet und zwar belichtete Tiere bei der entsprechenden Versuchsanordnung, Dunkeltiere im Finstern. Ich hatte mich bei mehreren Exemplaren überzeugt, daß 70° bis 80° C. Sublimat den Tod innerhalb 2 bis 3 Sekunden herbeiführe und somit das Pigment in seiner jeweiligen Lage festgehalten werde. Nach 2 bis 3 Minuten kamen die Augen, die ich vom Körper abschnitt, für 24 Stunden in kalte Sublimatlösung, der einige Tropfen Essigsäure beigefügt wurden. Die Schnitte sind fast ausschließlich Celloidinschnitte; in Paraffin eingebettetes Material bewährte sich nicht. Eine Färbung erwies sich als überflüssig, da ungefärbte Schnitte zur Beobachtung der Pigmentwanderung alles Nötige zeigen. Die bisher angewandten Methoden zur Beobachtung der Pigmentwanderung waren zweierlei Art: Die Beobachtung mittels des Augenspiegels am lebenden Tier und die Schnittmethode. Wenn ich mich für die letztere, die viel Zeit und Geduld beansprucht und daher viel unbequemer als die erstere ist, entschloß, so geschah es aus dem Grunde, weil sich die Tiere bei der Augenbespiegelung in einer Art von Zwangszustand befinden, was mir zwecks eines sicheren Schlusses für normale Verhältnisse bedenklich erschien. Außerdem bot die Schnittmethode den Vorteil, daß die Schnitte bei Aufstellung der Kurven jederzeit wieder kontrolliert werden konnten. Eine Anzahl von Augen untersuchte ich auch unter dem Binokularmikroskop zum Zwecke eines besseren Verständnisses der körperlichen Beschaffenheit der einzelnen Augenelemente.

Morphologisches.

Das Auge von *Palaemon squilla* besteht aus einer großen Anzahl von Einzelaugen (Ommatidien); an einem jeden der letzteren finden wir (Fig. 1, 2) unter den Corneafazetten (*CoL*), über deren Bau

wir noch im optischen Teil einiges erfahren werden, die Corneazellen *CoC*, an die sich vier Krystallzellen (*CrC*), ein funktionell einheitliches Gebilde darstellend, anschließen; ihr distaler und proximaler Teil zeigen gleiche Struktur, während der zwischen ihnen gelegene sogenannte Krystallkegel *Cr* besonders differenziert ist. Cornea und Krystallkegel bilden den dioptrischen Apparat. Wie die Figur zeigt, setzt sich der proximale Teil des Krystallkegels in einen Stiel (*CrCP*) fort, an den sich das Rhabdom (*B*), ein spindelförmiges Gebilde, anschließt. Das Rhabdom wird in seinem distalen Ende von acht Ganglienzellen, den Retinulazellen (*RC*), umgeben. Sieben dieser Zellen umgreifen in ungefähr gleichem Niveau das Stielende der Krystallzellen und den Scheitel des Rhabdoms, während die achte (*RCR*) stets tiefer seitlich vom Rhabdom liegt. Von den ersten sieben aus dringen Neurofibrillenbüschel gegen die Längsachse vor und legen sich nach Trojan (1912, p. 17 und 18) den Stufen einer Wendeltreppe gleich zu einer Spindel zusammen.

Das Rhabdom, früher als Sehstäbchen bezeichnet, ist das reizaufnehmende Organ, der Transformator, in dem die Lichtenergie in Nervenenergie umgewandelt wird. Mit diesen Teilen der Einzelaugen ist die äußere Partie des Fazettenauges erledigt; sie wird gegen das Innere durch ein zartes Häutchen, die Membrana fenestrata (*k*), abgrenzt. Was die pigmentführenden Elemente des Omma betrifft, so unterscheidet man allgemein die Pigment- (*PCE*) und Tapetumzellen (*T*). Der Inhalt der ersteren erscheint bei mikroskopischer Betrachtung dunkelbraun bis schwarz, während der Inhalt letzterer bei durchfallendem Lichte lichtgelb, bei auffallendem Lichte hingegen silberglänzend erscheint. Die nähere Unterscheidung nach der jeweiligen Stellung in Iris- und Retinapigment, wie in Iris- und Retinatapetum wurde gelegentlich schon erwähnt und wir werden diesen Begriffen im experimentellen Teil noch öfters begegnen. Über die Zellnatur und die zu jenem Ommatidium gehörige Zahl dieser Gebilde wurden die verschiedensten Meinungen geäußert, deren Haltlosigkeit Trojan dargelegt hat. Da Zellgrenzen an den Pigmentzellen nicht zu unterscheiden sind, schließt dieser Autor aus den Bahnen, in denen sich das dunkle Pigment bei wechselnder Beleuchtung bewegt sowie aus der konstant zu den Seiten der Kristallkegel zu beobachtenden Zweizahl von Kernen, daß zwei Pigmentzellen zu einem Ommatidium gehören. Beide legen sich zu einer Scheide zusammen, die das Einzelauge und sogar auch ein Stück der zugehörigen Nervenfaser bedeckt, also eine beträchtliche Länge besitzt. Eine Unterscheidung von sogenannten Irispigment- und Retinapigmentzellen sei daher ungerechtfertigt, man könne nur von einem Irispigment und Retinapigment sprechen. Beide Arten von Pigment bewegen sich unter dem Einflusse des Lichtes zentripetal, im Finstern zentrifugal. Ganz anders als diese wird die andere Art von Pigmentzellen, die sogenannten Tapetumzellen, von Trojan beurteilt. Der Autor sieht in ihnen Elemente von labiler Konsistenz, die, abgesehen von ihrem spezifischen Inhalt, den Vergleich mit amöboiden Zellen gut vertragen. Sie kriechen als ganze zwischen den einzelnen Ommatidien auf und nieder, verschmelzen scheinbar auch syncykal. Wie bei den Pigmentzellen unterscheidet Trojan auch hier nicht Iristapetum- von den Retinatapetumzellen, sondern kennt nur Tapetumzellen. Das, was andere Autoren als Iristapetumzellen bezeichnen, sind losgelöste Teilstücke jener Elemente, nie ganze Zellen. Jede Tapetumzelle hat einen großen Kern und zeigt unter dem Einfluß des Lichtes den Zustand der Expansion durch Aussendung eines distalen und eines proximalen Fortsatzes; den ersteren kann man als das Iris-, den letzteren als Retinatapetum bezeichnen. Im Dunkeln treten die Tapetumzellen in den Zustand der Kontraktion durch Einziehen jener Ausläufer und Bildung plumper Massen. Daraus folgt, daß die Bewegung der beiden Pigmente diametral erfolgt.

Ich hatte reichliche Gelegenheit, die von Trojan gemachten Angaben bei Beobachtung meines Materials vollinhaltlich zu bestätigen. Der unterhalb der Basalmembran gelegene Subocularraum kommt für meine Arbeit nur insofern in Betracht, als hier, entsprechend dem Licht- oder Dunkelauge, verschiedene Akkumulation von Pigment und Tapetum stattfindet, was ich später näher erörtern werde. Die Nervenfasern, die sich hier zu Bündeln vereinigen und dann dem Retinaganglion zustreben, sowie die drei optischen Ganglien sind für meine Experimente ohne besondere Bedeutung.

Fig. 1.

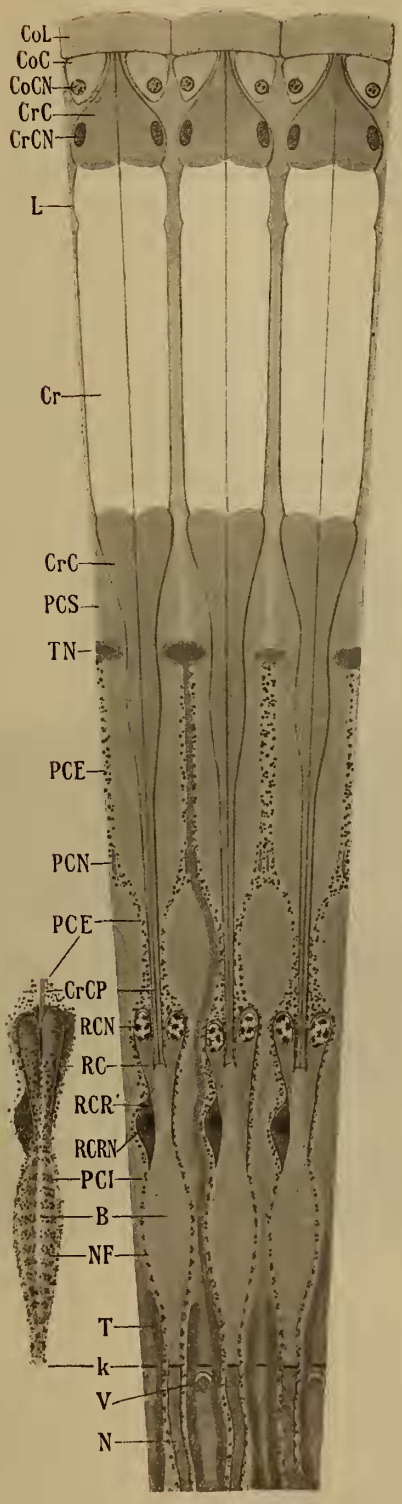


Fig. 2.

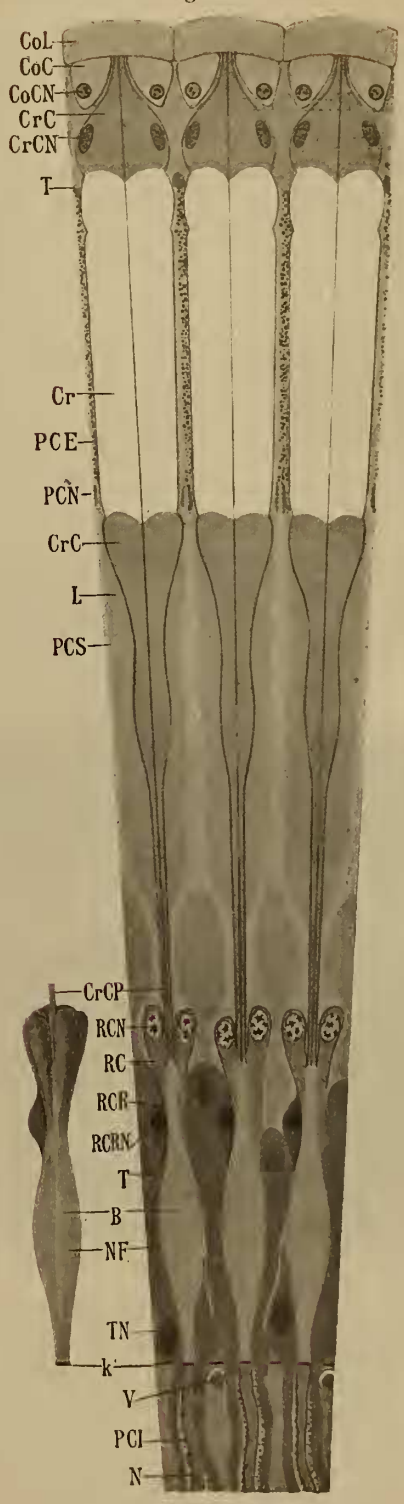


Fig. 1. Ommatidien aus einem Lichtauge, Fig. 2. dieselben aus einem Dunkelauge von *Palaemon squilla* (nach Trojan).

Co L = Corneafazette.
Co C = Corneazelle.
Co CN = Kern der Corneazelle.
Cr C = Krystallzelle.
Cr CN = Kern der Krystallzelle.
L = Leibeshöhlenflüssigkeit.
Cr = Krystallkegel.
PCS = Figmentfreier Raum der Pigmentzelle.
TN = Kern der Tapetumzelle.
PCE = Irispigmentzelle.
PCN = Kern der Pigmentzelle.
Cr CP = Stiel der Krystallzelle.
RCN = Kern der Retinulazelle.
RC = Retinulazelle.
RCR = Rudimentäre Retinulazelle.
RCRN = Kern der rudimentären Retinulazelle.
PCI = Proximales Pigment.
B = Rhabdom.
NF = Nervenfibrillenbündel.
T = Tapetumzelle.
k = Basalmembran.
V = Blutgefäß.
N = Nervenfaser.

Experimenteller Teil.

a) Die Lichtquelle.

Um bei der Ermittlung des Einflusses von Intensität und Zeit diese beiden Faktoren getrennt behandeln zu können, mußte zunächst eine konstante Lichtquelle gewählt werden. Nach einigem Suchen erwies sich eine Kohlenfadenlampe (60 Volt mit 16 MK Stärke) als die günstigste und um diese von den Schwankungen der Spannung möglichst unabhängig zu machen, benützte ich den Strom des Akkumulators des physikalischen Institutes.[1]

b) Die Versuchsaufstellung.

Diese war bei den einzelnen Versuchsreihen verschieden. Da ich die gewählte Lichtquelle bei allen Versuchen mit künstlichem Licht beibehalten wollte, erhielt ich die gewünschten Intensitätsintervalle dadurch, daß ich verschiedene Entfernungen wählte. Die ersten Versuche wurden in der Dunkelkammer ausgeführt, doch da sich durch das Experimentieren ergab, daß der normale Gesundheitszustand der Tiere und daher insbesondere die Durchlüftung des Seewassers eine große Rolle spielt, benützte ich bei allen späteren Versuchen den verdunkelten Hörsaal, woselbst die einzelnen Behälter, welche die Versuchstiere enthielten, durchlüftet werden konnten.

Fig. 3 veranschaulicht eine Art der Aufstellung.

Fig. 3.

Von der rechtsstehenden Lichtquelle gingen Schnüre aus, die im Zentrum der schwarzen Behälter befestigt wurden, den Weg der sich geradlinig fortpflanzenden Lichtstrahlen angebend. Die Länge der Schnüre, das heißt die Entfernung der einzelnen Behälter von der Glühlampe wurde so gewählt, daß die Intensitätszunahme des Lichtes eine lineare war. Nach dem Gesetze, daß die Beleuchtungsstärke einer Lichtquelle auf eine Fläche verkehrt proportional ist dem Quadrat ihrer Entfernung von der beleuchteten Fläche, wurden die gewünschten Entfernungen folgendermaßen berechnet:

Die Aufstellung wurde für sieben verschiedene Intensitäten so gewählt, daß die Abstände von der Lichtquelle sich verhielten wie

$$1 : \sqrt{2} : \sqrt{3} : \sqrt{4} : \sqrt{5} : \sqrt{6} : \sqrt{7}.$$

Da ich die Einheit mit 2 *m* annahm, so ergaben sich für obige Wurzeln die Werte von

$$2 : 2{\cdot}83 : 3{\cdot}46 : 4{\cdot}00 : 4{\cdot}47 : 4{\cdot}89 : 5{\cdot}29\ m.$$

[1] Für das freundliche Entgegenkommen, den Akkumulator wiederholt bei meinen Versuchen in Anspruch nehmen zu dürfen, sage ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Lampa als Vorstand des physikalischen Institutes meinen besten Dank.

Die Aufstellung selbst ergab in ihrer Gesamtheit, wie leicht zu erkennen ist, die Form einer Parabel. Die Gläser, in denen sich die *Palaemon* befanden, standen in zylindrischen, aus schwarzem matten Karton hergestellten Umhüllungen, die durch Reißnägel in ihrer Stellung fixiert wurden. Da die schwarzen Innenwände der Hüllen das ihnen zugestrahlte Licht absorbierten, wurde als Kontrollversuch eine der Hüllen innen mit weißem Papier ausgekleidet, um einen durch die Absorption bedingten Unterschied zu ermitteln. Da sich tatsächlich ein solcher ergab, konstruierte ich für die später auszuführenden Versuche Kästchen aus weißem Karton von der Form eines Pyramidenstumpfes, wie Fig. 4 zeigt.

Nun wurde auch die direkte Bestrahlung gänzlich verhindert, indem an der Vorderseite der Glasgefäße kleine Spiegel angebracht waren, wodurch wohl allseitige Reflexion, nicht aber unmittelbarer Lichtzutritt gestattet wurde. Die Glasgefäße waren stets mit der gleichen Menge Wassers, 150 cm^3, gefüllt; durch die Decke der Kästchen ragten Trichter, durch die das heiße Sublimat hineingegossen werden konnte. Die in der Figur ersichtlichen Schläuche dienten zur Durchlüftung des Wassers. Figur 4 bezieht sich auf Experimente, welche bei gleicher Intensität und verschiedenen Zeit-

Fig. 4.

intervallen ausgeführt wurden. Für verschiedene Intensitäten wurden die Entfernungen wie früher variiert. Da die Wände des Hörsaales, der zwar günstige Verdunkelung gestattete, nicht schwarz waren, standen die Versuchstiere vor dem Versuche stets unter schwarzem Sturze, der erst während der Belichtung entfernt wurde, um zu verhindern, daß die Tiere außer der Expositionszeit irgendwelches Licht erhielten.

Bevor auf spezielle Versuche eingegangen wurde, schien es wichtig, festzustellen, ob und inwieweit individuelle Variation störend die Exaktheit der Resultate beeinflusse und wenn ja, mußte ich auf etwaige Behebung derselben bedacht sein. Zu diesem Zwecke wurde ein Ausgangsversuch angestellt, der unten als Beispiel zum Verständnis und zur Erläuterung weiterer Versuchsreihen des näheren auseinandergesetzt werden soll.

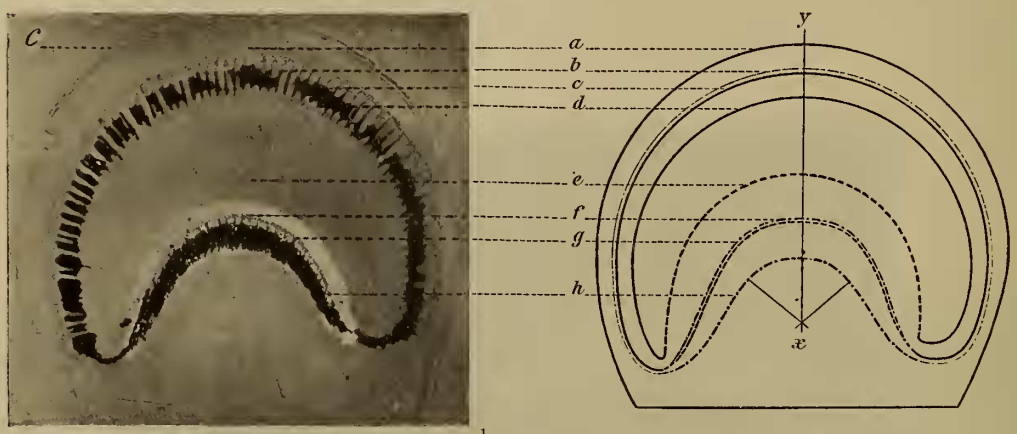
Methode der Berechnungen.

Die Schwierigkeit der für die Aufstellung von Kurven nötigen Messungen und Berechnungen lag zunächst darin, die richtige Grenze als Ausgangsort für die Wanderung des Pigmentes und Tapetums zu finden. Trojan erwähnt (p. 19), daß jene Fortsätze, die, vom Pigmentrohre ausgehend sich gegen die Retinula erstrecken, unter wiederholter dichotomischer Teilung bis zum apikalen Teile der Rhabdome wandern. Und an einer andern Stelle (p. 25) schreibt er im Gegensatz zu Exner, der auch am proximalen Ende des Pigmentrohres eine scharfe Grenze annimmt, daß das Irispigment bei seiner Wanderung im Lichtauge nicht in einem Abstande vor dem Retinapigment haltmache

(vgl. Taf. I, Fig. 2, 11, 16, 17, 18), sondern sich bis an dieses erstrecke und mit ihm zusammenfließe. Diese Grenze zu ermitteln, machte ich zum Gegenstande einer sorgsamen Prüfung und ich glaube sagen zu dürfen, daß von der Zone der Zellkerne, der Retinulazellen aus die Wanderung bei Verdunklung augein- und auswärts von statten gehe (vergl. Fig. 5) und der Zuzug der Pigmentmassen bei Belichtung nach jener Zone zentripetal von beiden Seiten erfolge.

War diese Grenze einmal bestimmt (und sie ist schon deshalb günstig, weil sich die Kernzone bei günstiger Beleuchtung auch bei ungefärbten Präparaten deutlich abhebt), so konnten die Messungen und Rechnungen leicht ausgeführt werden. Sie unterscheiden sich wesentlich von den Messungen Parker's und Day's, die beide als Ausgangsort der Wanderung die Basalmembran benützen. Während aber ersterer seine Messungen auf verschiedene Bezirke des Auges ausdehnt, beziehen sich Day's Angaben im wesentlichen auf die Strecke von der Membrana fenestrata bis zur Zone der Nuclei

A Fig. 5. B



1

C = abgelöste Cornea.
a = äußerer Umfang des Auges.
b = Iristapetum (kleine Reste des).
c—d = Irispigment (Pigmentrohr).
e = Zone der Retinulazellkerne.
f = untere Grenze des Iristapetums.
g = Membrana fenestrata.
h = unterste Begrenzungslinie der Pigmentmassen.
x—y = Mittellinie.

der Retinulazellen. Es wurden alle Augen in 200facher Vergrößerung gezeichnet, die betreffenden Strecken (Bahnen), wie Fig. 5 *B* zeigt, gemessen, auf ein Normalauge, das als Grundlage diente, reduziert, dann die Werte in eine Tabelle prozentuell eingetragen und die Kurven nach diesen Werten konstruiert. Ich werde Raummangels wegen nicht alle Messungen noch Berechnungen ausführlich wiedergeben, sondern nur an einem Beispiel die Methode erläutern und bei den übrigen Kurven nur die berechneten Durchschnittswerte anführen.

Fig. 5*A* stellt einen der Schnitte dar, wie ich sie bei meinen Messungen verwendete. Wir unterscheiden an ihm einige mehr minder deutliche Begrenzungslinien, deren Bedeutung an nebenstehender Skizze *B* ersichtlich ist. Betrachten wir das Auge wieder von außen nach innen (es ist ein Dunkelauge), so stellt die äußerste Begrenzungslinie *a* den Umfang des Auges nach entfernter Cornea dar. Der äußerste Umriß wurde deshalb stets unter der Cornea angenommen, weil diese an sehr vielen Schnitten, wie dies auch der abgebildete zeigt, losgelöst erscheint.

Die zweite, strichpunktierte Linie *b* bedeutet jenen spärlichen Rest von Iristapetum, der wahrscheinlich ohne Bedeutung, in einzelnen kleinen, rundlichen Klümpchen dem Irispigment aufliegt. *c* und *d* geben die Breite eines immer an Schnitten auffallenden Pigmentbandes (der Hauptmasse des Irispigmentes) an; *e* ist, wie erwähnt, die wichtigste Linie, die Zone der Retinulazellkerne, die ich als Ausgangspunkt der diametral erfolgenden Pigmentwanderung festsetzte; *f* zeigt die untere Grenze des eigent-

[1] Den Kurven { *b c d e f h* } in Fig. 5 entsprechen die Kurven { *a. It. a. Ip. i. Ip. Rt. Z. u. It. u. Rt.* } auf Tafel III, Fig. 1—5.

lichen Iristapetums, die zugleich mit der Membrana fenestrata *g* zusammenfällt. Im subocularen Raume findet wohl reichliche Akkumulation von Pigment und Tapetum statt, doch lassen die Anhäufungen keine deutliche Differenzierung zwischen beiden Pigmentarten (wie die Photographien auf Taf. I beweisen) erkennen. Die unterste Linie *h* gibt für jedes Auge den jeweilig tiefsten Stand der Pigmentmassen, die vom Tapetum durchsetzt sind, an. Auf den Raum zwischen dieser stets deutlich ausgeprägten Linie *h* und der äußeren Begrenzungslinie *a* beziehen sich meine Messungen. Nachdem der Mittelpunkt des Auges konstruiert war, wurde die Mittellinie *xy* gezogen, an dieser die Messungen ausgeführt und auf das Normalauge umgerechnet.

Konstruktion der Kurven unter Benützung der Tabelle I.

Wie aus der nachstehenden Tabelle I ersichtlich ist, beziehen sich meine Messungen auf fünf Grenzlinien. Die Zone der Retinulazellkerne ist auch hier Ausgangsort; was sich distalwärts von dieser Zone befindet, ist positiv (+), was proximal liegt, negativ (—) bezeichnet (bei der prozentuellen Umrechnung entfällt natürlich das Vorzeichen). Die übrigen Bezeichnungen dürften durch Textfigur 5 verständlich sein. Für die Kurven wurden von dieser Tabelle nur die Werte bei (*b*) = berechnet und zwar die durchschnittliche Größe benützt; daher sind in den folgenden Tabellen außer der maximalen Differenz, die sich durch Vergleich der kleinsten und größten Werte einer Kolonne ergibt, auch nur diese Zahlen angegeben. Die stark gestrichelte, mit 0 bezeichnete Linie innerhalb der Kurven (siehe Taf. III) stellt die Zone der Retinulazellkerne (unsere Abszissenachse) dar. Selbstverständlich wurden die (+) positiven Werte nach oben, die (—) negativen nach unten aufgetragen.

Auf der Abszissenachse wurde, je nach der Art der Versuchsserie *a)* entweder die Zeit in Minuten oder *b)* die Intensität in Meterkerzen oder *c)* das Produkt aus *I.t* in Meterkerzenminuten, auf der Ordinate stets die in Prozenten angegebene Pigmentwanderung aufgetragen. In der Wahl der Bezeichnung der Ordinaten bot sich mir auch eine Schwierigkeit bei Darstellung der Kurven. Während nämlich für Fröschel und Blaauw nur zwei Faktoren: Reizdauer und Intensität, in Betracht kamen, mußte ich noch einen dritten Faktor, die in Prozenten angegebene Pigmentwanderung, berücksichtigen. Es hätten sich daher räumliche Kurven ergeben, welche Schwierigkeit ich aber umging, indem ich bei jenen Versuchsserien, die sich auf die gleiche Intensität bezogen, nur die Dauer der Belichtungszeiten, bei jenen, die sich auf die gleiche Belichtungsdauer bezogen nur die Intensitätsintervalle bei Darstellung der Kurven verwendete. Bei Änderung beider Faktoren bildete ich das Produkt *I.t.*

Die Werte der Tabelle I sind bei Kurve *A*, Taf. III, verwendet. Die voll ausgezogenen Kurven stellen den Stand des Pigmentes, die strichpunktierten den des Tapetums dar. Die strichlierte Linie bedeutet die Zone der Retinulazellkerne. Die zum besseren Verständnis notwendigen Erläuterungen für die folgenden Versuchsreihen werden bei den einzelnen Kurven gelegentlich der speziellen Behandlung nachgetragen werden.

Beim Versuche *A* wurden sechs bis acht *Palaemon*-Exemplare einerseits in diffuses Tageslicht, andrerseits in Dunkelheit gebracht, nach zwei bis drei Stunden getötet, fixiert und dann alle Versuchstiere wie gewöhnlich bis zur Messung gleich behandelt. Die Werte der Tabelle I, Versuchstier Nr. 1 bis 8, beziehen sich auf einen dieser Versuche in diffusem Tageslichte. Die gemessenen Werte unter *a* ergeben bei der ersten Kolonne eine Differenz der äußersten Begrenzungslinien (zwischen Auge Nr. 1 u. 8) von 136 μ, während wir bei *b* die Differenz in Prozenten entnehmen können. Daraus ergibt sich zunächst, daß, wie vermutet eine individuelle Variation vorhanden ist; nebenbei geht aus diesen Daten auch hervor, daß die Größe der Augen auf die Pigmentwanderung keinen Einfluß ausübt und demnach kleinere Augen nicht ungünstiger gegen Belichtung reagieren (vgl. Fig. 6, Kurve *G*, Taf. III[1]), denn die prozentuelle Differenz

[1] Zur Erklärung der Kurve *G* sei bemerkt, daß diese zufällig entstand, als sich bei der Summation der Augen, die ich nach der Größe von 50 μ zu 50 μ ordnete, durch die verschiedene Länge der Kolonnen die Ähnlichkeit mit einer solchen Mittelwertskurve ergab. Auf der Abszissenachse ist die Größe der Augen in μ, auf der Ordinate die Anzahl der Tiere aufgetragen (siehe auch Anmerkung p. 16 [594]).

Tabelle I.

Versuch A.

Wirkung anhaltender Dunkelheit auf die Verschiebung von Pigment und Tapetum.

Versuchsreihen	Expositionszeiten	Nummer des Versuchstieres	*a)* Gemessen in μ. Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur: äußeren Oberfläche	äußeren Grenze des Irispigments	inneren Grenze des Irispigments	unteren Grenze des Iristapetums	unteren Grenze des Retinatapetums	*b)* Berechnet in Prozenten, Retinulazone bis äußere Oberfläche = 100 %. Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur: äußeren Oberfläche	äußeren Grenze des Irispigments	inneren Grenze des Irispigments	unteren Grenze des Iristapetums	unteren Grenze des Retinatapetums
			a					*b*				
I	Diffuses Tageslicht	1	472	85	22	−170	−355	100	17·3	5·0	36·4	78·4
		2	520	125	40	−195	−460	100	24·7	10·0	38·5	89·5
		3	540	235	154	−170	−385	100	43·6	28·5	31·5	71·0
		4	560	98	50	−164	−350	100	18·5	9·5	27·5	61·0
		5	565	100	50	−315	−165	100	26·7	9·0	30·0	75·0
		6	572	185	100	−165	−425	100	33·0	18·0	34·5	75·0
		7	580	135	65	−162	−365	100	23·5	11·2	28·0	63·0
		8	608	112	48	−196	−364	100	19·3	10·2	31·5	60·0
	Summe .		4417	1075	529	−1537	−2869	800	206·6	101·4	257·9	572·9
Durchschnittliche Größe .			552·1	134·1	66·1	−192·1	−358·6	100	25·82	12·67	32·24	71·61
II	30 Minuten Verdunklung	1	285	180	100	−100	−220	100	60·9	38·4	32·6	72·5
		2	512	318	288	−140	−305	100	72·3	56·5	28·0	60·0
		3	526	424	328	−165	−320	100	80·5	62·3	32·0	60·6
		4	550	455	375	−148	−335	100	82·6	68·0	26·8	61·5
		5	598	310	198	−155	−365	100	61·0	33·7	25·3	62·0
		6	605	495	415	−160	−325	100	82·3	74·5	25·4	53·3
	Summe .		3076	2182	1704	−868	−1870	600	439·6	333·4	170·1	369·9
Durchschnittliche Größe .			512·6	363·6	284	−144	−311·6	100	73·3	55·6	28·3	61·6
III	60 Minuten Verdunklung	1	528	445	375	−155	−252	100	84·3	71·4	28·7	49·0
		2	575	485	375	−140	−326	100	84·3	65·7	24·5	57·2
		3	620	545	465	−142	−285	100	98·2	75·0	23·4	46·0
		4	648	605	495	−135	−320	100	93·0	77·0	21·0	50·3
		5	690	638	515	−170	−320	100	92·4	77·0	29·2	47·0
	Summe .		3061	2718	2225	−742	−1503	500	452·2	366·1	126·8	249·5
Durchschnittliche Größe .			612·2	543·6	445	−144·4	−300·6	100	90·4	73·2	25·36	49·9

Versuchsreihen	Expositionszeiten	Nummer des Versuchstieres	*a)* Gemessen in μ — Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur: äußeren Oberfläche	äußeren Grenze des Irispigments	inneren Grenze des Irispigments	unteren Grenze des Iristapetums	unteren Grenze des Retinatapetums	*b)* Berechnet in Prozenten, Retinulazone bis äußere Oberfläche = 100% — Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur: äußeren Oberfläche	äußeren Grenze des Irispigments	inneren Grenze des Irispigments	unteren Grenze des Iristapetums	unteren Grenze des Retinatapetums
			a					*b*				
IV	90 Minuten Verdunklung	1	450	392	315	−150	−245	100	87·0	71·0	34·0	55·5
		2	488	395	322	−160	−285	100	81·2	65·6	33·6	59·3
		3	535	440	340	−160	−315	100	87·2	64·3	29·7	69·6
		4	600	545	445	−168	−288	100	91·0	74·5	28·0	48·3
		5	608	530	435	−140	−305	100	88·0	72·3	22·9	50·7
		6	655	512	442	−200	−340	100	85·6	68·0	31·5	53·5
		7	694	645	540	−215	−305	100	93·3	78·5	37·0	45·3
	Summe .		4030	3459	2839	−1193	−2083	700	613·3	494·2	216·7	382·2
Durchschnittliche Größe .			575·7	494·1	405·5	−170·4	−297·5	100	87·6	70·6	30·9	54·6
V	4 Stunden Verdunklung	1	308	258	194	−160	−305	100	84·0	62·4	53·4	97·0
		2	368	312	232	−142	−305	100	83·5	63·0	41·5	81·5
		3	400	342	275	−165	−306	100	86·5	69·5	42·5	76·5
		4	412	316	285	−160	−288	100	89·0	68·5	39·5	71·0
		5	625	555	480	−165	−365	100	89·2	77·5	26·5	59·5
		6	638	480	354	−208	−370	100	74·5	56·0	33·0	72·5
	Summe .		2751	2263	1820	−1000	−1939	600	506·7	396·9	236·4	458·0
Durchschnittliche Größe .			458·5	377	303	−166	−323	100	84·4	66·1	37·0	76·3

zwischen dem größten und kleinsten Auge beträgt in diesem Falle für alle vier Begrenzungslinien nur 2%, 5·2%, 4·9%, 18·4%, während die maximale Differenz der Pigmentwanderung bis auf 26·30%, 23·0%, 11·0%, 28·5% steigt, aber vollständig unabhängig von der absoluten Größe der Augen ist.

Ich habe mit Absicht diese Versuchsreihe an die Spitze meiner Beobachtungen gestellt, um von vornherein auf die individuellen Schwankungen hinzuweisen, einen Faktor, der nach obigem existiert und somit stets berücksichtigt werden muß. Bei den Dunkelaugen (Tabelle I, Versuchsreihe V, Nr. 1 bis 6) ist diese Variation zwar etwas geringer, darf jedoch auch nicht vernachlässigt werden. Außer dieser Serie von Dunkelaugen prüfte ich noch andere, kam aber stets nur zu einem ähnlichen Mittelwert, weshalb ich für Dunkelaugen immer obige Werte verwenden werde. Den störenden Einfluß der individuellen Schwankungen gänzlich auszuschließen, ist unmöglich. Immerhin kann man ihn einschränken; einmal dadurch, daß die Versuchsexemplare unter möglich günstigen, normalen Bedingungen gereizt werden und daß man eine genügend große Anzahl von Tieren benützt, was allerdings sehr zeitraubend ist.

Vorstehende Tabelle eignet sich hier zugleich zu der Diskussion der Frage, welche Zeit das Pigment und Tapetum braucht, um seine extreme Stellung zu erreichen. Hierüber findet man nämlich in der Literatur die verschiedensten Angaben, auch widersprechende Resultate. Exner (1891) gibt für *Lasiocampa*, eine Kupferglucke, den Zeitraum von ungefähr einer halben Stunde an, innerhalb dessen sich die Pigmentwanderung vollziehe. Szczawinska (1890, p. 553) schreibt: »Nous avons obtenu chez *Astacus* ces deux positions du pigment et des cellules pigmentaires. Le temps nécessaire pour obtenir ces deux positions maxima est le suivant: pour l'obscurité il est egal à six heures, pour la lumière à deux heures.« Kiesel (1894, p. 105) bestätigt Exner's Angaben, da er bei seinen Beobachtungen an *Plusia gamma* annähernd dieselbe Zeit (ungefähr 25 Minuten) fand, innerhalb derer das Pigment aus der Dunkel- in die totale Lichtstellung übergegangen ist. Herrick (1891, p. 455) glaubt, daß sich die Veränderungen für das Auge von *Palaemonetes* in 25 Minuten vollziehen, welche Schätzung Parker aber zu kurz erscheint.

v. Frisch (1908, p. 665) teilt über seine diesbezüglichen Experimente mit, daß das Augenleuchten bei *Chaerocampa porcellus* (Wolfsmilchschwärmer) binnen ein bis drei Minuten vollständig schwinde, während er bei *Palaemon* für dasselbe Phänomen den Zeitraum von einer halben Stunde beansprucht. Hingegen nimmt er für die Pigmentwanderung eines in Dunkelheit gesetzten Tagtieres bis zur extremen Dunkelstellung fünf Viertel- bis eineinhalb Stunden an.

Demoll (1910, p. 472) kommt zu ähnlichen Befunden wie Parker (1897, p. 295 ff.): Die Hellstellung geht in Dunkelstellung über etwa in ein bis eineinhalb Stunden, die Dunkelstellung in Hellstellung bei den Krebsen etwas (eine Stunde), bei den Insekten sehr viel schneller (drei bis fünfzehn Minuten). Dabei zeigt das Retinapigment, das ja nur bei den Krebsen Ortsveränderung zeigt, eine kürzere Reaktionszeit als das Irispigment.

Trojan (1912, p. 19) sieht die Wanderung des Pigmentes sowohl für das Licht- wie für das Dunkelauge in der Zeit von etwa zwei Stunden als allgemein beendet an; für die Verschiebung des Tapetums nimmt er eine kürzere Zeit an. Was meine eigenen Beobachtungen betrifft, glaube ich an der Hand der Kurve *A*, Tafel III, meine Resultate am besten erörtern zu können.

Versuch A.

Wirkung anhaltender Dunkelheit auf die Verschiebung von Pigment und Tapetum.

(Winterversuch: Tafel I, Fig. 1 bis 5, Tafel III, Kurve *A*, Tabelle I und II.)

Es wurden fünf Versuchsreihen aufgestellt, ausgehend vom diffusen Tageslichte. Die Anzahl der Versuchstiere war in den meisten Fällen dieselbe, doch mußten öfter welche unberücksichtigt bleiben, sei es, daß ich beim Experimentieren selbst irgendeinen Fehler beging oder daß das Auge schlechte, zerfallene Schnitte lieferte, an denen die Messungen nicht ausgeführt werden konnten.

Für die Expositionszeiten wurden folgende Intervalle gewählt:

Nr. I Diffuses Tageslicht: Normalauge.

Nr. II 30 Minuten
» III 60 »
» IV 90 »
» V 4 Stunden
} Dunkelheit.

Wie schon aus den berechneten Werten in Tabelle I, besonders aber aus der graphischen Darstellung, Kurve *A*, Taf. III, hervorgeht, vollzieht sich die Wanderung des Tapetums (strichpunktierte Linien) unabhängig von der des Pigmentes (vollausgezogene Linien) und daher in anderen selbständigen Kurven. Aus dem steil ansteigenden Aste der Kurve geht hervor, wie auch Kiesel und

andere bemerkten, daß die Geschwindigkeit der Pigmentverschiebung beim Beginn der Belichtung (in der ersten halben Stunde) eine viel größere ist, in der zweiten halben Stunde sich bedeutend verlangsamt. Die Kurve erreicht hier ihr Maximum und zeigt in der dritten halben Stunde schon einen allmählichen Abfall.

Die Ziffern zur Konstruktion sind der Tabelle II entnommen.

Tabelle II.

Versuch A.

Wirkung anhaltender Dunkelheit auf die Verschiebung von Pigment und Tapetum.

(Winterversuch.)

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V
Dauer der Verdunklung			Normalauge (diffuses Licht)	30 Minuten	60 Minuten	90 Minuten	240 Minuten
Zahl der Tiere (Augen)			8	6	5	7	6
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	17·3—43·6	60·9—82·6	84·3—98·2	81·2—93·3	74·5—89·0
		maximale Differenz	26·3	21·7	13·9	12·1	14·5
		durchschnittliche Größe	25·82	73·3	90·4	87·6	84·4
	inneren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	5·0—28·5	33·7—74·5	65·7—77·0	64·3—78·5	56·0—77·5
		maximale Differenz	23·0	40·8	11·3	14·2	21·5
		durchschnittliche Größe	12·67	55·6	73·2	70·6	66·1
	unteren Grenze des Iristapetums	Grenzwerte	27·5—38·5	25·3—32·6	21·0—29·2	22·9—37·0	26·5—53·4
		maximale Differenz	11·0	7·3	8·2	14·1	26·9
		durchschnittliche Größe	32·24	28·3	25·4	30·9	37·0
	unteren Grenze des Retina-tapetums	Grenzwerte	61·0—89·5	53·3—72·5	46·0—57·2	45·3—69·6	59·5—97·0
		maximale Differenz	28·5	17·2	11·2	24·3	37·5
		durchschnittliche Größe	71·6	61·6	49·9	54·6	76·3

Durch die länger dauernde Verdunkelung treten als Nachwirkung gleichsam Ermüdungserscheinungen auf. Die Pigmentverschiebung weicht wieder zurück, ein Umstand, den schon Exner (1891, p. 66) betonte. »Ohne über eingehende Versuche zu verfügen, scheint es mir, daß sowohl die Lichtstellung als die Dunkelstellung ausgesprochener ist, wenn man die Tiere nicht zu lange der Einwirkung des Lichtes und der Dunkelheit aussetzt.« Bei den noch folgenden Expositionszeiten bemerken wir einen allmählich abfallenden (ausklingenden) Ast der Kurve. Die Breite des dunklen Pigmentbandes nimmt, wie man deutlich bemerkt, bei andauernder Dunkelheit zu, in Übereinstimmung mit früher Gesagtem. Das Retinapigment, das sich, wie in Tafel I, Fig. 2 bis 5, ersichtlich, allmählich in den subocularen Raum zurückzieht, kommt in den Kurven durch keine eigene Begrenzungslinie zum Ausdruck und zwar aus dem Grunde, da die jeweiligen Veränderungen zu unscharf sind, als daß sie brauchbare Werte zu einer graphischen Darstellung lieferten. Es läßt sich nur in groben Umrissen feststellen, daß trotz einiger Wellungen der Kurve bei dauernder Belichtung ein allmähliches

Sinken des Astes erfolgt. Immerhin gebe ich die letzten Resultate mit Reserve wieder, denn es ist eben selten eine deutlich ausgesprochene Grenze zu bemerken. Aus demselben Grunde unterließ ich es auch, die obere Grenze des Iristapetums zu messen, denn die keulenförmigen Fortsätze erstrecken sich unregelmäßig, mehr minder hoch gegen die Ausgangszone. (Tafel I, Fig. 4, 9, 11.) Hingegen glaube ich mit Sicherheit feststellen zu können, daß das Tapetum durch länger dauernde Dunkelheit noch mehr in den Ballungszustand tritt, wie dies auch die Bilder 2 bis 5 auf Tafel I zeigen.

Somit hätte sich die Pigmentverschiebung bei der Verdunklung in der ersten halben Stunde im wesentlichen vollzogen, in der zweiten halben Stunde ihre maximale Stellung erreicht und würde in der dritten halben Stunde wieder zurückweichen.

Angeregt durch die Befunde Day's (1911, p. 331 bis 332), der den Einfluß der Jahreszeiten mit in Betracht zog und für Winterversuche eine stärkere Intensität und längere Belichtungsdauer fordert, um dieselbe Pigmentwanderung hervorzurufen als im Sommer, stellte ich einen ganz ähnlichen Versuch nur mit einer kleinen Abänderung der Zeitintervalle für die Belichtung in den Sommermonaten (8. Juli) an. Ich gebe die Resultate dieser Versuchsreihen in Kurve *B* wieder.

Versuch B.

Wirkung anhaltender Dunkelheit auf die Verschiebung von Pigment und Tapetum.

(Sommerversuch: Tafel III, Kurve *B*, Tabelle III.)

Die Intervalle der Belichtungsdauer waren folgende:

Nr. I	Normalauge, diffuses Licht,		
» II	15	Minuten	Dunkelheit.
» III	30	»	
» IV	60	»	
» V	250	»	
» VI	300	»	

Die Übereinstimmung der Wanderung mit der des Winterversuches ist in der ersten Viertelstunde so groß, daß sich die beiden Kurven fast vollkommen decken. Dann weicht der aufsteigende Ast der Kurve *B* etwas ab, die Geschwindigkeit wird geringer als bei Kurve *A*, das Maximum wird erst nach vier Stunden erreicht. Allerdings ist der Unterschied gering und kommt, da er noch innerhalb der zulässigen Fehlergrenze liegt, kaum in Betracht. Bei meinen Experimenten konnte also ein direkter Einfluß der Jahreszeit auf die Pigmentwanderung nicht bemerkt werden.

Im übrigen sind die Erscheinungen analog wie im ersten Falle. Nun sind Zeit und Weg der Pigmentwanderung (bei diesen Kurven) bekannt; somit ist die Geschwindigkeit $c = \frac{s}{t}$ leicht zu berechnen; diese ist natürlich, wie aus den Kurven ersichtlich ist, in den einzelnen Zeitabschnitten verschieden. Aus der Kurve *A* (Tab. I) finden wir für die erste halbe Stunde 229·5 μ (als Differenz zwischen den beiden Pigmentstellun aus Tabelle 1:363·6—134·1 μ) dividiert durch 30 = 7·65 μ pro Minute; für die zweite halbe Stunde 180·0 μ (als Differenz zwischen den beiden Pigmentstellungen) dividiert durch 30 = 6 0 μ pro Minute. Diese Werte sind auf Augen von mittlerer Größe bezogen. In der dritten halben Stunde weicht das Pigment wieder zurück und dürfte wahrscheinlich in seiner Stellung einem konstanten Werte zustreben. Ich fand bei Kiesel (1894, p. 105) eine Bemerkung, für die ich besonderes Interesse hatte. Dort heißt es: »Überhaupt verändert sich das Auge im Anfange viel schneller als gegen Ende des Prozesses«, und diese Tatsache kommt in Kurve *A* deutlich zum Ausdruck und beantwortet gleichzeitig die Frage nach der gleichförmigen oder ungleichförmigen Geschwindigkeit, mit der sich das Pigment bewegt.

Tabelle III.

Versuch B.

Wirkung anhaltender Dunkelheit auf die Verschiebung von Pigment und Tapetum.

(Sommerversuch.)

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V	VI
Dauer der Verdunklung			Normalauge (diffuses Licht)	15 Minuten	30 Minuten	60 Minuten	250 Minuten	300 Minuten
Zahl der Tiere (Augen)			5	2	2	2	3	4
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	16·7–27·4	47·0–55·0	51·2–68·8	74·9–84·1	88·5–89·0	72·0–78·5
		maximale Differenz	10·7	8·0	17·6	9·2	0·5	6·5
		durchschnittliche Größe	22·9	51·0	60·0	79·5	88·7	75·5
	inneren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	3·8–13·4	34·8–39·5	40·4–48·4	50·4–62·6	65·5–71·0	45·0–52·0
		maximale Differenz	9·6	4·7	8·0	12·2	5·5	7·0
		durchschnittliche Größe	10·1	37·2	44·4	56·5	68·3	48·5
	unteren Grenze des Iristapetums	Grenzwerte	13·5–42·7	29·0–34·9	27·6–30·4	41·7–47·3	28·0–36·0	52·4–58·5
		maximale Differenz	19·2	5·9	2·8	5·6	8·0	6·1
		durchschnittliche Größe	26·8	31·9	29·0	44·5	32·0	55·5
	unteren Grenze des Retinatapetums	Grenzwerte	35·4–55·8	60·5–63·2	60·8–66·2	78·1–81·3	57·5–60·5	90·0–99·5
		maximale Differenz	20·4	2·7	5·4	3·2	3·0	9·5
		durchschnittliche Größe	48·64	61·9	63·0	84·5	58·5	94·8

Als Resultat dieser Versuche ergibt sich somit, daß zur Verschiebung des Pigmentes aus der Licht- zur Dunkelstellung die Zeit von etwa 60 bis 70 Minuten erforderlich ist, das Pigment aber die größte Strecke seines Weges in der ersten halben Stunde zurücklegt.

Berechnet man aus den Angaben, die Parker seinen Tabellen zugrunde legt, die mittlere Geschwindigkeit, so erhält man $50\ \mu : 120 = 0{\cdot}42\ \mu$ pro Minute für die proximale, $50\ \mu : 90 = 0{\cdot}55\ \mu$ pro Minute für die distale Wanderung. Der Grund, daß diese Werte von den meinen differieren, liegt einerseits darin, daß diese Zahlen den Wert der mittleren Geschwindigkeit angegeben, meine Werte aber sich auf die Geschwindigkeit für die ersten Expositionszeiten beziehen, während welcher diese am schnellsten vor sich geht; andrerseits ergaben sich bei meinen Berechnungen etwas kürzere Zeiträume für das Maximum der Wanderung.

Wie schon bemerkt, konnte ich die Geschwindigkeit für die Tapetumwanderung infolge der unregelmäßigen proximalen und distalen Begrenzung nicht zahlenmäßig ermitteln. Immerhin kann ich den Beobachtungen früherer Autoren beipflichten, daß die Tapetumwanderung im allgemeinen schneller erfolge als die Verschiebung des Pigmentes, da sich ja durch Messung ergab, daß die Wege, die das Tapetum zurückzulegen hat, viel kürzer sind.

Versuch C.

Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf Dunkelaugen.

(Taf. III, Kurve *C*, Tabelle IV.)

Den umgekehrten Weg, den Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf die Pigmentverschiebung von Dunkelaugen zu finden, schlug ich beim folgenden Versuche *C* ein. Garneelen, die $1^1/_2$ Stunden im Dunkeln gehalten worden waren, wurden während folgender Zeitintervalle belichtet:

Nr. I durch 10 Minuten,
» II » 20 »
» III » 30 »
» IV » 40 »
» V » 50 »
» VI » 60 »
» VII Normalauge (diffuses Tageslicht).

Tabelle IV stellt das gewonnene Zahlenmaterial übersichtlich dar. Auch hier ergab sich die Geschwindigkeit der Pigmentwanderung, wie zu erwarten war, während der ersten Expositionszeiten als eine größere als während der späteren; doch übertrifft hier die Geschwindigkeit im zweiten Zeitintervall die des ersten. 109 μ (als Differenz der Pigmentstellungen von 577 μ und 468 μ) dividiert durch 10 ergibt 10·9 μ Geschwindigkeit pro Minute im zweiten Zeitintervall.[1] Daß der Wert der berechneten Geschwindigkeit bei diesem Versuche (von 10·9 μ) die beiden früher berechneten Werte von 7·6 μ und 6·0 μ pro Minute an Größe übertrifft, bestätigt hier zahlenmäßig frühere allgemeine Literaturangaben, die übereinstimmend dahin lauten, daß der Übergang von der Dunkelstellung zur Lichtstellung viel rascher vor sich geht als der Übergang von der Licht- zur Dunkelstellung.

Man sieht die normale Lichtstellung bereits in 50 Minuten erreicht, dann erfolgt zunächst wieder ein Steigen der Kurve, hierauf ein Abfall. Diese Unregelmäßigkeiten überraschen bei andauernder Reizung nicht, sie sind eben Ermüdungserscheinungen. Somit sehen wir, daß auch diese Kurve an das auf p. 13 [591] über Ermüdungserscheinungen Gesagte erinnert. Es dürfte auffallen, daß ich von einer normalen Lichtstellung spreche. Wie die Kurve *C* und besonders Tafel I, Fig. 19 zeigen, konzentrierte sich bei der durch vier Stunden andauernden Belichtung mit der Sonne, die noch dadurch verstärkt wurde, daß ich mittels eines Spiegels Licht auf die Augen reflektierte, das dunkle Pigment derart daß kaum eine Grenze zwischen Iris- und Retinapigment bemerkt werden konnte

Von dieser ausgesprochen extremen Lichtstellung (bei *Palaemon*) ist meines Wissens in der Literatur noch nie die Rede gewesen. Ich halte diese extreme Stellung des Pigmentes für abnormal denn unter natürlichen Verhältnissen dürfte ein *Palaemon* jenen Bedingungen kaum ausgesetzt sein. Er verträgt auch einen solchen Zustand nicht. Trotz Durchlüftung und sorgfältigen Wechsels des Wassers gingen bei derartigen Versuchen die meisten Tiere ein. Besondere Beachtung verdient in diesem Bilde auch die Anhäufung des Tapetum im subocularen Raume, während sämtliche Pigmentmassen aus demselben distal gewandert scheinen. Beachtenswert ist in der Kurve *C* die anfänglich starke Kontraktion des Pigmentbandes, das sich bei längerer Belichtungsdauer wieder etwas verbreitert; doch habe ich mich vergebens bemüht, eine befriedigende Erklärung als Ursache dieser Verkürzung zu finden. Das Tapetum geht auch hier seine eigenen Wege, obwohl das allmähliche Ansteigen der Kurve deutlich sichtbar ist.

---

[1] Was die Resultate dieser Messungen betrifft, so sind das natürlich wieder Mittelwerte und durch die absolute Größe des Auges bedingt. Da sich letztere bei den untersuchten Augen in dem Intervalle von 183 μ bis 765 μ (Tafel III, Kurve *G*) bewegte, so stellen sich die Durchschnittswerte für größere Augen selbstverständlich größer, für kleinere hingegen kleiner. Für diese Berechnungen benützte ich Augen mittlerer Größe.

Tabelle IV.

Versuch C.

Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf Dunkelaugen.

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Belichtungsdauer			Dunkel-auge	20 Minuten	30 Minuten	40 Minuten	50 Minuten	60 Minuten	Normal-auge (diffuses Licht)	Extremes Sonnen-auge (geblendet)
Zahl der Tiere			6	2	3	2	2	2	8	8
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	74·5–89·0	73·5–76·4	42·5–65·9	41·7–53·3	27·6–30·4	32·4–38·4	17·3–43·6	9·5–23·2
		maximale Differenz	14·5	3·1	23·4	11·6	2·8	6·0	26·3	13·7
		durchschnittliche Größe	84·4	74·9	56·5	47·5	29·0	35·4	25·82	16·5
	inneren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	56·0–77·5	59·0–62·8	42·5–52·7	21·0–35·5	13·9–18·8	19·4–21·2	5·0–28·5	2·0–7·4
		maximale Differenz	21·5	3·8	10·2	14·5	4·9	1·8	23·0	5·4
		durchschnittliche Größe	66·1	60·9	47·6	28·5	16·2	20·3	12·67	4·2
	unteren Grenze des Iristapetums	Grenzwerte	26·5–53·4	26·0–37·7	25·6–48·4	15·7–23·8	12·9–13·8	31·9–33·3	27·5–38·5	26·5–34·4
		maximale Differenz	26·9	11·7	22·8	8·1	0·9	1·4	11·0	7·9
		durchschnittliche Größe	37·0	29·8	37·0	19·8	12·3	32·6	32·24	31·3
	unteren Grenze des Retina-tapetums	Grenwerte	59·5–97·0	48·3–51·5	45·0–66·6	40·3–50·7	33·8–38·4	73·4–78·6	61·0–89·5	56·5–70·9
		maximale Differenz	37·5	3·2	21·6	10·4	4·6	5·2	28·5	14·4
		durchschnittliche Größe	76·3	50·0	55·8	45·5	36·3	75·5	71·6	64·7

Außerdem ergab sich aus diesen Experimenten, daß zur Verschiebung des Pigmentes aus der Dunkel- in die normale Hellstellung bei diffusem Lichte 45 bis 50 Minuten erforderlich seien. Überdies sagt die Kurve *C*, daß hier die Pigmentwanderung anfangs langsamer von statten ging, also gerade umgekehrt wie bei Kurve *A, B*. Es ist vielleicht nicht uninteressant, hier auf einen Vergleich mit der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung bei Pflanzen einzugehen, was mir umso zulässiger erscheint, wenn wir den Ausspruch Hofmeister's (1867, p. 61) in Betracht ziehen: »Wir können nicht anstehen, als Ursache der Körnchenbewegung im Protoplasma der Pflanze Kontraktilität anzusehen«, daß also diese Ansicht mit der Ansicht Trojan's und meiner eigenen bezüglich der Pigmentwanderung übereinstimmt. Aus der übersichtlichen Zusammenstellung Hofmeister's über die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung (p. 48) entnehmen wir folgende Daten. (Ich greife nur einige heraus.)

Auf den Zeitraum einer Minute reduziert, durchlief die Protoplasmaströmung bei

Didymium Serpula	10 *mm*	= 10000 μ
Nitella flexilis	1·63 *mm*	= 1630 μ
Hydrocharis morsus ranae (Wurzelhaar)	0·543 *mm*	= 543 μ
Potamogeton crispus (Blattzelle)	0·009 *mm*	= 9 μ
Ceratophyllum demersum »	0·094 *mm*	= 94 μ

Da sich die Bewegungen ungefähr in derselben Größenordnung vollziehen, könnte die Geschwindigkeit der Pigmentwanderung also etwa mit der des strömenden Plasmas bei *Potamogeton* verglichen werden. Engelmann drückt sich (1884, p. 501) über die Geschwindigkeit der Bewegungen bezüglich der Zapfenkontraktion bei Dunkelfröschen also aus: »Aus dem Mitgeteilten folgt, daß beim Frosch die Geschwindigkeit von einer Ordnung ist mit der der Bewegung vieler Formen kontraktilen Protoplasmas, zum Beispiel der Pigmentzellen der Haut und im besonderen auch mit der der Farbstoffkörperchen in den protoplasmatischen Ausläufern der Pigmentepithelzellen der Retina des nämlichen Tieres.«

Versuch D.

Einfluß der Intensität auf die Pigmentverschiebung.

(Tabelle V und VI.)

Obgleich die Intensität bei den bisherigen Versuchen geringe Beachtung gefunden hat, so war sie doch keinesfalls ohne Einfluß, der aber um so deutlicher hervortritt, wenn man die Experimente bei künstlichem Lichte ausführt, dessen Intensität man willkürlich ändern kann. In der Literatur finden sich außer den Berichten Day's über seine Experimente nur wenige Angaben, die sich auf den speziellen Einfluß der Intensität beziehen. Die Meinungen darüber sind geteilt. So schreibt v. Frisch (1908, p. 665 bis 666): »Die Intensität des Lichtes scheint auf die Geschwindigkeit, mit der sich die Reaktion vollzieht, keinen so großen Einfluß zu haben, als man denken sollte.« Szczawinska (1890, p. 553 ff.) ist anderer Ansicht, denn bei ihr lesen wir: »Die Intensität hat einen großen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Veränderung.....« Sie weist die Unterschiede nach, indem sie Augen, die durch zwei Stunden dem Sonnenlichte ausgesetzt waren, mit solchen vergleicht, die durch dieselbe Zeit von künstlichem Lichte (von 80 Gasflammen Stärke) bestrahlt wurden. Ich suchte mich über diese teils widersprechenden Angaben durch einige Vorversuche zu orientieren und fand, daß zwischen naheliegenden Intensitätsintervallen die Wirkung auf die Pigment- und Tapetumwanderung selten scharfe Unterschiede zeigt. Daher konnte ich mich auf wenige Intervalle beschränken, weil ich ja merkliche Unterschiede erzielen wollte.

Die Intensitätsintervalle wurden durch verschiedeneEntfernungen erhalten, die ich so wählte, daß die Lichtmenge, das Produkt aus Intensität und Zeit ($I.t$), gleich war dem verwendeten Produkt bei anderen Versuchen, um zwischen den erhaltenen Effekten beider Versuchsreihen Vergleiche anstellen zu können. Fig. 3 bezieht sich auf eine dieser Versuchsreihen: Wie Tabelle V zeigt, beträgt das Verhältnis der Intensitätsintervalle, die durch die Entfernung von 10, 40, 160 und 640 *cm* von der Lichtquelle erhalten wurden, 1 : 16 : 256 : 4096, also, da die Lichtquelle 16 Meterkerzen stark war, in Meterkerzen: 0·39, 6·25, 100, 1600 (siehe Tabelle V). Obwohl diese Intervalle bedeutend voneinander abweichen, ist dennoch bei den Resultaten keine deutliche mikroskopische Differenzierung der Pigmentstellung bemerkbar. Die Zahlenwerte, die ich bei diesen Versuchsserien erhielt, befriedigten mich durchaus nicht und ich hatte nie (außer bei den Schwellenwertbestimmungen, die noch zur Sprache kommen werden) solche Schwankungen zu verzeichnen wie hier. Es erscheint mir daher ein sicheres abschließendes Urteil über die Wirkung verschiedener Intensitäten nicht möglich, wenigstens kann ich meine Befunde nicht einwandfrei auf Maß und Zahl zurückführen.

Tabelle V.

Übersicht der einzelnen Serien des Versuches D.

Nummer der Versuchs-serie	Entfernung von der Lichtquelle in Zentimetern	Reizdauer in Minuten	Intensitäts-verhältnis	Intensität in Meterkerzen	Produkt aus $I.t$ in Meterkerzen-minuten
I	∞	0	0	0	0
II	640	20	1	0·39	7·8
III	160	20	16	6·25	125·0
IV	40	20	256	100·00	2000·0
V	10	20	4096	1600·00	32000·0

Nr. I bedeuten Augen in vollständiger Dunkelheit.

Trotzdem gebe ich in Tabelle VI die berechneten Daten wieder, obwohl oder eben weil ich mich ihrer Unvollkommenheit bewußt bin, und ich hätte auch diese mangelhaften Werte in einem geometrischen Bilde dargestellt, wären mir nicht erst nachträglich die unpraktisch gewählten Intensitätsintervalle aufgefallen, die (infolge des Verhältnisses 1 : 4096) auf der Abszissenachse unverhältnismäßig große Abschnitte nötig machten. Die Schwankungen, die sich hier ergeben, übersteigen weitaus die

Tabelle VI.

Versuch D.

Einfluß des Lichtes bei gleicher Belichtungsdauer und verschiedenen Intensitäten.

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V
Intensitätsintervalle in Meterkerzen			Dunkelauge	0·39	6·25	100	1600
Zahl der Tiere (Augen)			6	4	4	8	5
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	74·5—89·0	51·5—70·0	33·0—86·0	71·2—90·0	69·2—81·5
		maximale Differenz	14·5	18·5	53·0	18·8	12·3
		durchschnittliche Größe	84·4	63·05	65·02	81·76	75·98
	inneren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	56·0—77·5	28·0—54·5	16·5—72·5	56·0—77·0	51·2—61·8
		maximale Differenz	21·5	26·5	56·0	21·0	10·6
		durchschnittliche Größe	66·1	44·55	49·65	64·0	56·9
	unteren Grenze des Iristapetums	Grenzwerte	26·5—53·4	38·0—49·3	20·5—47·5	17·4—63·3	38·5—70·5
		maximale Differenz	26·9	11·3	27·0	45·9	32·0
		durchschnittliche Größe	37·0	43·68	32·87	43·0	49·62
	unteren Grenze des Retina-tapetums	Grenzwerte	59·5—97·0	68·0—86·5	48·0—84·5	55·0—118·5	75·3—112·0
		maximale Differenz	37·5	18·5	36·5	63·5	36·7
		durchschnittliche Größe	76·3	77·35	60·75	81·2	93·5

berechneten Werte der individuellen Variation. Fast wäre man geneigt, aus den angeführten Ergebnissen zu folgern, daß geringe Unterschiede der Intensität nicht hinreichten, um am Fazettenauge eine merkliche Verschiebung des Pigmentes zu bewirken. Dies stimmte einerseits auch mit der schon erwähnten Annahme Kiesel's (1894) überein, der den Insekten (Schmetterlingen) geringe Lichtempfindung zuschreibt. Doch kann ich diese Vermutung um so weniger bestätigen, als sich beim letzten Versuche *F* zeigen wird, daß unter Umständen die Pigmentwanderung im Auge des *Palaemon* auch auf geringe Unterschiede der Lichtmengen deutlich reagiert.

Andrerseits wären die Ergebnisse auch mit Exner's (1891, p. 65) Ausspruch zu vereinen: »Daß das Fazettenauge sich in höherem Grade durch sein Irispigment den verschiedenen äußeren Helligkeiten anzupassen vermag, als es das Wirbeltierauge durch seine Iris tut.« Es wäre die Auffassung dann derart zu modifizieren, daß eben die Intensitätsunterschiede des künstlichen Lichtes im Vergleich mit dem viel intensiveren Tageslichte keine starke Pigmentwanderung erheischten. Vielleicht liegen auch Anpassungserscheinungen an die Intensitätsveränderungen des Lichtes am Morgen und am Abend vor, deren Übergang wir uns zwar als einen allmählichen vorzustellen gewöhnt sind. Träfe nun die Beobachtung Toll's zu, daß der Wechsel von Tag und Nacht im Wasser ein ganz plötzlicher ist und mit dem Augenblick eintritt, daß die Sonnenstrahlen von der Oberfläche total reflektiert werden, so wäre obige Erklärung berechtigt. Vollständige Klarheit in diese Verhältnisse ist wohl nur durch Experimente mit einer bedeutend größeren Anzahl von Versuchsexemplaren zu erhalten.

Versuch E.

Einfluß des Lichtes bei gleicher Intensität und verschiedenen Zeitintervallen.

(Tafel III, Kurve *E*, Tabelle VII und VIII.)

Günstigere Resultate erzielte ich bei jenen Versuchen, die sich auf die Pigmentwanderung bei gleicher Intensität und verschiedener Belichtungsdauer bezogen. Hierbei benützte ich die Entfernung von 160 *cm* (vgl. Fig. 4) für alle Versuchsserien und erhielt die Intensität von 6·25 Meterkerzen. Diese Wahl geschah auf Grund der Ergebnisse der vorhergehenden Versuchsserien, daß sehr geringe Lichtintensitäten kaum merkliche Veränderung der Pigmentstellung bewirkten. Die Zeitintervalle wählte ich im Verhältnis wie 1 : 4 : 9 : 16, die Einheit mit 5 Minuten, somit betrugen die Belichtungszeiten 5, 20, 45 und 80 Minuten.

Tabelle VII.

Übersicht der einzelnen Serien des Versuches E.

Nummer der Versuchsserie	Entfernung von der Lichtquelle in Zentimetern	Intensität in Meterkerzen	Belichtungsdauer in Minuten	Verhältnis der Belichtungszeiten	Produkt aus *I.t* in Meterkerzenminuten
I	∞	0	Dunkelauge	0	0
II	160	6·25	5	1	31·25
III	160	6·25	20	4	125·00
IV	160	6·25	45	9	281·25
V	160	6·25	80	16	500·00

Tabelle VIII enthält die diesbezüglichen Werte, die zur Darstellung der Kurve *E* verwendet wurden. Schon während der ersten 5 Minuten ist hier deutliche Wanderung des Pigmentes bemerkbar, die während des zweiten Zeitintervalles fortschreitet und dabei seine Geschwindigkeit stark ver-

langsamt; in der dritten Zeitperiode zwischen 20 und 45^{m} findet die Wanderung wieder mit etwas größerer Geschwindigkeit statt, und zwar hat sie nach diesem Zeitraum ungefähr die Grenze erreicht, die wir bei Verwendung diffusen Tageslichtes bei 20 Minuten Belichtung konstatierten. Im vierten Zeitintervall verläuft die Pigmentwanderung mit etwas kleinerer Geschwindigkeit und hat in 80 Minuten noch nicht die Normalstellung erreicht, was bei diffusem Tageslicht schon in 45 bis 50 Minuten der Fall ist.

Tabelle VIII.

Versuch E.

Einfluß des Lichtes auf die Pigment- und Tapetumwanderung bei gleicher Intensität in verschiedenen Zeitintervallen.

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V
Belichtungsdauer			Dunkelauge	5·Minuten	20 Minuten	45 Minuten	80 Minuten
Zahl der Tiere (Augen)			6	3	3	4	5
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	74·5—89·0	72·8—83·5	78·0—78·8	44·5—73·0	26·5—44·5
		maximale Differenz	14·5	10·7	0·8	28·5	17·0
		durchschnittliche Größe	84·4	79·36	78·43	54·8	34·8
	inneren Grenze des Irispigmentes	Grenzwerte	56·0—77·5	52·0—67·8	59·3—64·5	22·0—49·5	9·4—31·3
		maximale Differenz	21·5	15·8	5·2	17·5	21·9
		durchschnittliche Größe	66·1	59·0	61·73	34·8	16·4
	unteren Grenze des Iristapetums	Grenzwerte	26·5—53·4	24·1—46·9	32·6—50·8	18·5—48·7	18·5—42·6
		maximale Differenz	26·9	22·8	18·2	30·2	24·1
		durchschnittliche Größe	37·0	33·66	40·73	29·8	32·32
	unteren Grenze des Retina-tapetums	Grenzwerte	59·5—97·0	60·5—81·0	59·4—77·9	53·0—94·5	52·0—91·7
		maximale Differenz	37·5	20·5	18·5	41·5	9·7
		durchschnittliche Größe	76·3	69·2	69·26	72·8	76·0

Keinesfalls ist aber auch hier die Pigmentwanderung irgendwie proportional den gewählten Zeitintervallen, noch ließ sich aus diesen Versuchsserien eine Gesetzmäßigkeit in bezug auf die verwendete Lichtmenge ($I.t$) ermitteln. Wohl aber geht deutlich hervor, daß längere Belichtungsdauer stärkere Pigmentwanderung hervorruft. So ausgesprochen wie bei den Versuchen, die bei diffusem Tages- oder Sonnenlicht ausgeführt wurden, sind freilich diese Wanderungen nicht.

Versuch F.

Einwirkung bestimmter Lichtmengen zwecks Feststellung der Anwendbarkeit des Hyperbelgesetzes.

(Tafel I, Fig. 6 bis 18, Tafel III, Kurve *F*, Tabelle IX und X.)

Am meisten interessierten mich die Ergebnisse des letzten Versuches, dessen Resultate mich mehr befriedigten, als ich erwartet. Hatte ich mir doch die Aufgabe gestellt, die Anwendbarkeit des Hyperbelgesetzes nach dem Beispiel der Pflanzenphysiologen Fröschel und Blaauw für die Pigmentwanderung zu überprüfen. Zu diesem Zwecke wählte ich, wie bereits gelegentlich der Versuchsaufstellung Fig. 3 beschrieben wurde, ein lineares Intensitätsgefälle, wodurch auf einfache Weise mittels verschiedener Zeitintervalle jede beliebige Lichtmenge (das Produkt $I.t$) erhalten werden konnte. Wie schon bei der Beschreibung der Kurven erwähnt wurde, konnte ich die Werte für Zeit und Intensität nicht getrennt auf den Koordinatenachsen auftragen, da es sich ja nicht nur um eine minimale Erregung handelte, sondern um das Maß der vorgeschrittenen Pigmentverschiebung. Um aber meine Forschungstaktik jener der pflanzlichen Reizphysiologie möglichst anzupassen, schloß ich folgendermaßen:

Von der Vorstellung ausgehend, daß bei der Pigmentwanderung das Hyperbelgesetz zutrifft, gilt die Beziehung:

$y = kx$, wobei y die Pigmentwanderung in Prozenten, x die Lichtmenge in Meterkerzenminuten, k eine Konstante bedeutet. Geometrisch aufgefaßt, erhalten wir durch die Formel eine Gerade. Ist $x = 0$, das heißt ist keine Belichtung vorhanden, so ist y auch $= 0$ und die Gerade geht durch den Ursprung des Koordinatensystems. Lassen wir x beliebig wachsen, so müßte, falls das Gesetz seine Gültigkeit behielte, die Pigmentwanderung proportional der Größe k vorschreiten.

Ist $x = 1$, so ist $y = k$,
» $x = 2$, » » $y = 2k$ usw.,
» $x = \infty$, » » $y = \infty\, k$.

Tabelle IX.

Übersicht der einzelnen Serien des Versuches F.

Nummer der Versuchsserie	Entfernung von der Lichtquelle in Zentimetern	Belichtungsdauer in Minuten	Intensität in Meterkerzen	Produkt aus Meterkerzenminuten
I	∞	0	0	Dunkelauge
II	5·29	10	$^1/_7 = 0{\cdot}57$	5·7
III	5·29	15	$^1/_7 = 0{\cdot}57$	8·5
IV	4·89	15	$^2/_3 = 0{\cdot}66$	10·0
V	4·00	25	1	25·0
VI	3·46	30	$^1/_3 = 1{\cdot}33$	40·0
VII	4·89	90	$^2/_3 = 0{\cdot}66$	60·0
VIII	2·83	35	2	70·0
IX	4·00	80	1	80·0
X	2·83	60	2	120·0
XI	2·00	40	4	160·0
XII	2·00	60	4	240·0

Tabelle X.

Versuch F.

Einwirkung bestimmter Lichtmengen zwecks Feststellung der Anwendbarkeit des Hyperbelgesetzes.

Versuchsreihen			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Produkt aus Meterkerzen-minuten			Dunkel-auge	5·7	8·5	10	25	40	60	70	80	120	160	240
Zahl der Tiere (Augen)			6	3	3	2	2	3	2	2	2	2	2	3
Prozentuelle Distanz von der Zone der Retinulazellkerne bis zur	äußeren Grenze des Iris-pigmentes	Grenzwerte	74·5–89·0	62·7–87·4	67·4–74·8	63·2–68·0	54·7–68·5	56·5–75·5	56·0–58·3	51·8–56·0	46·7–50·5	55·4–62·1	47·0–47·6	42·0–49·4
		maximale Differenz	14·5	24·7	7·4	5·2	13·8	19·0	2·3	4·2	3·8	6·7	0·6	7·4
		durchschnittliche Größe	84·4	76·6	71·5	65·6	61·6	63·8	57·2	53·9	48·6	58·7	47·3	44·6
	inneren Grenze des Iris-pigmentes	Grenzwerte	56·0–77·5	50·5–72·8	47·8–54·3	48·4–52·8	37·0–47·0	37·5–51·0	36·5–39·6	32·0–41·6	30·0–32·5	41·0–48·0	22·5–29·0	28·5–33·6
		maximale Differenz	21·5	22·3	6·5	4·4	10·0	13·3	3·1	9·6	2·5	7·0	6·5	5·1
		durchschnittliche Größe	66·1	61·7	50·3	50·6	42·0	42·8	38·1	36·8	31·3	44·5	25·7	29·2
	unteren Grenze des Iris-tapetums	Grenzwerte	26·5–53·4	17·4–26·5	34·5–38·7	30·0–36·4	33·7–34·4	25·5–35·6	30·0–41·0	32·0–33·0	22·4–27·5	28·3–42·0	36·8–38·5	28·4–29·3
		maximale Differenz	26·9	9·1	4·2	6·4	0·7	10·1	11·0	1·0	5·1	13·7	1·7	0·9
		durchschnittliche Größe	37·0	21·4	37·2	33·5	34·0	31·0	35·5	32·5	29·9	35·1	37·5	28·9
	unteren Grenze des Retina-tapetums	Grenzwerte	59·5–97·0	48·5–55·5	71·0–92·6	68·9–76·5	75·7–77·0	60·5–79·5	68·6–86·5	70·5–73·0	52·5–58·3	62·6–90·8	70·0–74·6	64·0–66·0
		maximale Differenz	37·5	7·0	21·0	7·6	1·3	19·0	17·9	2·5	5·8	28·2	4·6	2·0
		durchschnittliche Größe	76·3	52·0	80·6	72·7	76·7	69·8	77·5	71·7	55·4	76·7	72·3	65·0

Nun ist aber im Auge des *Palaemon* das Vorschreiten der Pigmentwanderung physiologisch begrenzt, da sich ja das Pigment nur innerhalb eines ganz bestimmten Bezirkes bewegen kann. Daraus folgt mit Notwendigkeit, daß die Gerade bei einer gewissen Höhe abbiegen muß. Ziehen wir die schon einmal genannte Folgerung Fröschel's (p. 423) in Betracht, »daß die doppelte Energiemenge nicht auch die doppelte Erregung« hervorruft, sondern, daß die Erregung nur innerhalb bestimmter Grenzen der einstrahlenden Energiemenge proportional wächst, so glaube ich an der Hand der Kurve *F* zeigen zu können, daß für die kleinen Lichtmengen (vgl. Tabelle IX), die hier in Betracht kommen, das Gesetz annähernd gilt.

Man darf jedoch nicht erwarten, daß man bei jedem Auge eines Versuchstieres durch eine bestimmte Lichtmenge ein bestimmtes Stadium der Pigmentstellung mit aller Sicherheit vorausbestimmen dürfe; obige Werte sind eben das Mittel mehrerer Versuchstiere.

Es sei gleich hier bemerkt, daß ich einen Punkt, der sich minder günstig in die Kurve fügte, unberücksichtigt ließ.

Aus Tabelle IX ist die Anordnung des Versuches ersichtlich; die einzelnen Versuchsserien sind nach der Größe der verwendeten Lichtmenge geordnet. Tabelle X enthält das Zahlenmaterial, nach dem die Kurve *F* dargestellt ist.

Die Kurve zeigt keinen typischen Verlauf; gesteht man ihr irgendwelche Gesetzmäßigkeit zu, so erhält man beispielsweise die strichpunktierte Kurve, die ich beliebig konstruierte und nachträglich feststellte, daß keiner ihrer Punkte außerhalb der berechneten zulässigen Fehlergrenze fällt, also annähernd mit der beobachteten übereinstimmt. Ich versuchte auch, diese Kurven mathematisch darzustellen und fand für beide Übereinstimmung mit Hyperbeln (es hätten nach meinem Vermuten Gerade sein sollen) mit den Gleichungen:

$$4\,y^2 - 100\,x^2 = 400$$

$$y^2 - x^2 = 16$$

Die Methode hat aber selbstverständlich nur den Charakter einer Annäherungsmethode; die relativ geringe Anzahl der ermittelten Kurvenpunkte gestatten kein abschließendes Urteil und ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß meine Vermutungen einmal eine Korrektur erfahren werden, wenn nur genügend Beweismaterial vorliegen wird.

Zusammenfassung.

1. Die individuelle Variation kommt bei der Pigmentwanderung im Auge des *Palaemon* sehr in Betracht und ist umso stärker ausgeprägt, je geringer die Lichtmenge ist, die zur Erregung verwendet wird. Bei diffusem Tageslicht betragen die individuellen Schwankungen etwa 5% bis 8%.

2. Ihr Einfluß kann dadurch verringert werden, daß man sich bei den Experimenten einer großen Anzahl von Versuchstieren bedient und diese unter möglich normalen Bedingungen reizt. Das Irispigment legt in Augen, die aus dem diffusen Tageslicht in Dunkelheit gebracht werden, die größte Strecke seines Weges in der ersten halben Stunde zurück und hat in 60 bis 70 Minuten seine extreme Stellung erreicht. Übermäßig lange Reizzeiten haben Abnormalitäten und Ermüdungserscheinungen zur Folge. Der umgekehrte Prozeß, die proximale Wanderung des Pigmentes zur Normalstellung, findet in 45 bis 50 Minuten statt, während der Übergang zur extremen Lichtstellung (Sonnenaugen) des Zeitraumes von zwei bis drei Stunden bedarf.

3. Das Tapetum zeigt keine scharfe Begrenzung, es sind vielfach graduelle Übergänge bemerkbar; im allgemeinen vollzieht sich der Prozeß infolge des kürzeren Weges rascher und das Tapetum tritt bei weiterer Reizung in intensiveren Kontraktions- oder Ballungszustand (in der Dunkelheit), in den der Expansion bei Belichtung. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Reaktionen vollziehen, ist bei beiden Pigmentarten eine ungleichförmige, die sich gegen das Ende des Prozesses bedeutend verlangsamt. Für die distale Pigmentwanderung beträgt die Geschwindigkeit für mittlere Augengrößen 6 μ bis 8 μ, für die proximale Wanderung 10 bis 12 μ. Das ist eine Geschwindigkeit, die etwa mit der des strömenden Protoplasmas bei *Potamogeton* oder der der Farbstoffkörperchen in den protoplasmatischen Ausläufern der Pigmentepithelzellen der Retina des Frosches verglichen werden kann. Die Wanderung des Tapetums konnte nicht zahlenmäßig ermittelt werden.

4. Über die Frage nach dem Einfluß wechselnder Intensitäten wurde kein abschließendes Urteil gefällt. Bei gleicher Lichtmenge zeigen geringere Intensitäten mit langer Reizdauer größeren Effekt in der Pigmentverschiebung als große Intensitäten mit kurzer Expositionszeit.

5. Für kleine Produkte der Lichtmenge erlangt das Hyperbelgesetz annähernd seine Gültigkeit, das heißt die Pigmentwanderung ist innerhalb bestimmter Grenzen der einstrahlenden Energiemenge proportional, zeigt aber jenseits dieser Grenzen verwickeltere Abhängigkeit von anderen Faktoren und steht wahrscheinlich in irgend welchem Zusammenhang mit den normal verlaufenden Stoffwechselprozessen.

6. Das gewonnene Zahlenmaterial, betreffend die Abhängigkeit der Pigmentverschiebungen von der Lichtmenge (respektive deren Faktoren, Intensität und Reizdauer), läßt sich durch ein geometrisches Bild ersetzen. Die Kurven zeigen dem Auge ungefähr das Verhältnis der einzelnen Reizgrößen zu dem Grade der Pigmentverschiebung.

7. Das Ergebnis der Anwendung von Mathematik auf dieses biologische Problem ist:

Die Voraussetzung der Anwendbarkeit des Hyperbelgesetzes ergibt eine Gerade $y = kx$, wobei y die Pigmentwanderung in Prozenten, x die Lichtmenge, k eine Konstante darstellt. Diese Gleichung finden wir zwar gerade nicht durch die gewonnenen Kurven verifiziert, doch ergeben sich aus jenen zwei Gleichungen für die beiden Kurven angenäherte Hyperbeln mit den Werten:

$$4y^2 - 100x^2 = 400 \text{ und}$$
$$y^2 - x^2 = 16.$$

Bei den zahlreichen Untersuchungen bot sich begreiflicherweise oftmals Gelegenheit zu Beobachtungen, die, streng genommen, nicht zu meinem eigentlichen Thema gehören, doch hier erwähnt werden mögen. Solche bezogen sich zunächst auf die Schwellenwertbestimmung der gereizten Pigmentzellen. In der Literatur finden sich in dieser Hinsicht bereits vereinzelte Angaben vor. So schreibt Szczawinska (1891, p. 529), daß bei einer Intensität von 80 Gasflammen schon die Zeit genüge, die verstreicht, bis man die Tiere aus dem Dunkel ans Licht gebracht habe, um eine merkliche Wanderung beobachten zu können. Bei Parker (1897, p. 279) lesen wir, daß die Perioden der Expositionen bei seinen Versuchen eine Minute, fünf Minuten, zehn Minuten usw. betrugen; allein der Autor sagt nichts weder über die Wirkung der eine Minute dauernden, noch der fünf Minuten lang dauernden Belichtung. Erst bei einem Dunkelauge, das zehn Minuten lang dem Lichte ausgesetzt war, konnte Parker eine deutliche Differenzierung gegenüber der charakteristischen Dunkelstellung konstatieren. Exner (1891, p. 106 bis 107) macht die kurze Zeit der Belichtung, die er brauchte, um die Tiere fangen und töten zu können, dafür verantwortlich, daß die extreme Dunkelstellung, die er erwartet hatte, nicht eintrat.

Schon beim Beginne meines Experimentierens hatte ich festgestellt, daß für die Zeit, welche ich brauchte, um Tiere aus der Dunkelkammer herauszutragen und zu töten, keine merkliche Differenzierung in der Pigmentstellung bemerkt werden konnte. Ich glaube daher, daß die oben erwähnten Schwellenwertsangaben Szczawinska's auf ihrer Unkenntnis der individuellen Schwankungen beruht, die, wie ich des näheren bereits ausgeführt habe, auch bei typischen Dunkelaugen relativ groß sind. Außerdem habe ich auch Berechnungen (siehe Tabelle XI) zum Zwecke der Schwellenwertbestimmung ausgeführt und glaube mit Sicherheit festgestellt zu haben, daß die Zeitdauer hiebei einen größeren Einfluß habe als die Intensität, das heißt, wenn das Produkt der Lichtmenge gleich ist, so ist bei großer

Tabelle XI.

Versuchsserien zur Bestimmung des Schwellenwertes.

Nummer der Versuchsserie	Entfernung von der Lichtquelle in Zentimeter	Belichtungsdauer in Minuten	Intensität in Meterkerzen	Produkt aus Meterkerzenminuten
I	10	2	1600	3200
	40	2	100	200
	160	2	6·25	12·5
	640	2	0·39	0·78
II	10	2·5	1600	4000
	40	2·5	100	250
	160	2·5	6·25	15·6
	640	2·5	0·39	0·97
III	10	15	1600	2400
	40	15	100	1500
	160	15	6·25	93·7
	640	15	0·39	5·85

Intensität und kurzer Belichtungsdauer nicht die gleiche, sondern eine kleinere Wirkung zu beobachten als bei geringer Intensität und langdauernder Expositionszeit. Außerdem kommt hier die individuelle Variation viel mehr in Betracht. Kurve *E* zeigt bereits bei fünf Minuten dauernder Belichtung merkliche Pigmentwanderung (das ist beim Übergang aus der Dunkel- in die Lichtstellung), während diese bei gleicher Belichtungsdauer für die Licht- zur Dunkelstellung nicht so ausgesprochen ist. Von einem absoluten Zeit- und Intensitätsschwellenwert kann also nicht die Rede sein; allein bei größerer Intensität genügt eine Dauer von fünf Minuten, um merkliche Pigmentwanderung konstatieren zu können, während bei geringer Intensität eine längere Reizdauer erforderlich ist.

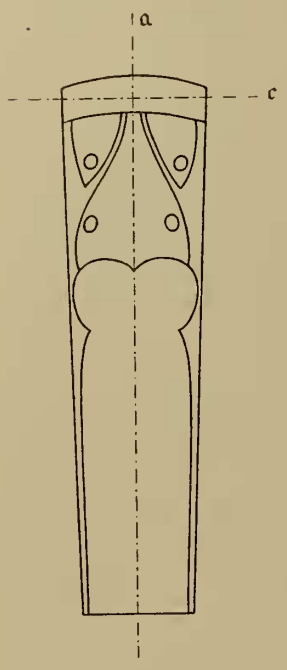
Eine andere Reihe von Beobachtungen bezieht sich auf Abnormitäten in der Pigmentstellung Meine Aufmerksamkeit für diese abnormen Stellungen des Pigmentes erregte ein Präparat, das ich auf Tafel II, Fig. 6, photographisch wiedergebe. Dieses Auge, dem grellen Sonnenlichte ausgesetzt zeigte trotz des gut erhaltenen Schnittes zur Hälfte charakteristische Licht-, zur andern Hälfte ausgesprochene Dunkelstellung. Meine Vermutung, daß diese Pigmentstellung vielleicht die Folge einer Lähmung hervorgerufen durch zu grelle Belichtung sei, wurde widerlegt, als ich bald darauf auch an Augen, die längere Zeit im Dunkeln gehalten worden waren, dasselbe beobachtete. Daher kam mir der Gedanke, ob nicht etwa derartige Abnormitäten auf pathologische Zustände zurückzuführen seien. Diese Annahme wurde vollauf bestätigt; denn bei genauerer Durchsicht der Versuchstiere fanden sich oftmals solche, deren Augen einen oder auch mehrere dunkle Pigmentflecke zeigten, die trotz andauernder Belichtung nicht verschwanden; andrerseits zeigten sich der genaueren Beobachtung auch an typischen Dunkelaugen Ommenbezirke, die von Pigment vollkommen frei schienen. Die Schnitte zeigten Bilder, wie sie auf Tafel II, Fig. 1 bis 4, wiedergegeben sind. Die Begrenzung eines solchen schwarzen Fleckes kann an einer großen Anzahl von Schnitten verfolgt werden. Fig. 1 und 3 zeigen durch die verschiedenen Linienformen, die das Pigmentband bildet, den Fall, in welchem man am Auge mehrere schwarze Flecken erblickt. Das Aussehen solcher Schnitte erinnert bezüglich der Pigmentstellung sehr an Bilder, die durch lokale Wirkung des Lichtes hervorgerufen werden.

Endlich sei noch einer Beobachtung Erwähnung getan, die sich auf hungernde Tiere bezieht. Beim Überprüfen des Einflusses des Gesundheitszustandes auf die Pigmentwanderung fand ich Exemplare, die erstaunlicherweise 24, ja 34 Tage ohne Nahrungs- und Sauerstoffzufuhr am Leben erhalten blieben. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Augen zeigten sich an sonst gut erhaltenen Schnitten eigentümliche Schrumpfungen, die an jene transversalen Faltungen erinnern, die Parker (1897, p. 287) an einer Versuchsserie von Tieren beobachtete, die 38 Tage im Dunkeln gehalten worden waren. Diese Bildungen sind wahrscheinlich auf die abnorm langdauernde Verdunklung zurückzuführen. Fig. 5, Tafel II, gibt diese Verhältnisse an dem Versuchstier, das 24 Tage ohne Luft- und Nahrungszufuhr gelebt, wieder.

Einiges Interessante habe ich auch hinsichtlich der optischen Verhältnisse beobachtet; es bezieht sich lediglich auf die Cornea. Ich suchte nach Exner's Methoden den Brechungsindex der verschiedenen Teile des dioptrischen Apparates zu bestimmen. Den Schwierigkeiten, die sich mir entgegenstellten, zu begegnen, versuchte ich auch, ob sich nicht etwa durch eine den Methoden der Mineralogie entsprechende Betrachtungsweise des Krystallkegels im Vergleich mit Mineralien von bestimmtem Brechungsindex die Indices des dioptrischen Apparates des *Palaemon*-Auges erschließen assen; dieser Versuch blieb zwar erfolglos, hingegen zeigte sich im polarisierten Lichte (bei gekreuzten Nicols) ein überraschendes Bild. Ich gebe es auf Tafel II, Fig. 8, wieder. Es zeigte sich nämlich die Cornea doppelbrechend. Da ich diese Anisotropie anfangs als Folge künstlich herbeigeführter Strukturverhältnisse, somit als akzidentelle Doppelbrechung auffaßte (ähnlich der, wie sie bei gepreßtem Glase vorkommt), erzeugt durch Druck- oder Spannungsänderungen infolge der Härtung, Einbettung und Deckglaswirkung, kappte ich vom Auge eines eben getöteten Tieres die ganze Cornea ab und fand unter den gekreuzten Nicols wohl die Doppelbrechung wieder, wenn auch anders, als ich erwartet

hatte. Sie war nur an den Rändern deutlich bemerkbar und zwar dort, wo man die Cornea von der Seite sah. Dies ließ den Charakter einer optisch einachsigen Substanz vermuten, was sich später bei eingehender Prüfung auch bestätigte. Je dicker die Schnitte sind, desto deutlicher zeigen sie die Doppelbrechung; doch genügt eine Dicke von etwa 50 μ bis 60 μ. Leider sind die Fazetten zu klein, als daß sie ein Achsenbild ergäben. Bei Anwendung eines Gipsblättchens zeigte sich natürlich die Doppelbrechung infolge der Interferenzfarben noch deutlicher. Bei Drehung des einen Nicols um 90° wird aus orange blau.

Fig. 6.



Die Richtung der größeren Lichtgeschwindigkeit (oder Elastizität) fällt mit der Richtung der Ommenachse (Längsachse) zusammen; also liegt nach dem Ausdruck der Mineralogen in dieser Richtung a und senkrecht zu dieser Richtung c (das ist die Richtung der kleineren Lichtgeschwindigkeit); dabei ist vorausgesetzt, daß die Ommenachse der Hauptsache eines optisch einachsigen Krystalls entspricht und unter dieser Voraussetzung ist dann die Cornea optisch negativ zu nennen, analog den Verhältnissen im Kalkspat. Es fragt sich nun noch, ob diese Verhältnisse der Doppelbrechung nur durch Spannungsverhältnisse im lebenden Gewebe hervorgerufen werden oder ob die Substanz der Cornea in ihrem Aufbau tatsächlich einem doppelt brechenden Krystall entspricht. Obwohl das erstere wahrscheinlicher ist, wäre doch auch der letztere Fall nicht undenkbar, um so mehr als es im Begriffe der optischen Achse liegt, daß das Licht in dieser Fortpflanzungsrichtung keine Doppelbrechung erleidet und dies nicht ohne physiologische Bedeutung für das Zustandekommen des Appositionsbildes sein könnte. Vielleicht ist diese Doppelbrechung auch ganz belanglos, da nach Exner (1891, p. 82) die Cornea eine viel geringere Rolle als lichtbrechendes Organ spielt als der Krystallkegel.

Merkwürdig ist auch, daß selbst die Cornea, die dem kleinen Nebenauge angehört und teilweise im Innern des Hauptauges, inmitten anderer differenzierter Gewebe geborgen ist, unter gekreuzten Nicols diese Doppelbrechung deutlich zeigt. Bekanntlich geht die Cornea direkt in die chitinige Hypodermis des Augenstiels über. Die Beobachtung im polarisierten Lichte zeigt auch die Hypodermis des Augenstiels doppelbrechend, nur in geringerem Grade als die Cornea, was man an der niederen Interferenzfarbe (einem Blaugrau), die scharf abgegrenzt erscheint, deutlich erkennt. Zur Erklärung der Photographie sei noch bemerkt, daß ich beim Photographieren den Analysator gegen den Polarisator um einen kleinen Winkel (etwa 8 bis 10°) drehte, um die isotropen Teile des Auges mit in das Bild aufnehmen zu können. Die Untersuchung der Cornea der Augen von *Dyticus, Astacus* und der Larven von Libellen, die ich daraufhin unternahm, zeigte bei allen die Cornea mehr minder doppelbrechend.

Literaturverzeichnis.

Bell, J. C.: 1906. Reactions of the Crayfish. Harvard Psychological Studies, v. 2, p. 615—644.

Blaauw, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Extrait du Rec. Trav. Bot. Néerl. Inaug. Diss., Bd. 5, 1909.

Day, E.: 1911. The effect of collored light on pigment-migration in the Crayfish. Bull. Mus. Harvard, v. 53, p. 305—343, t. 5.

Demoll, R.: 1909 *b*. Über eine lichtzersetzliche Substanz im Fazettenauge, sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol., v. 129, p. 461—475, f. 8.

— 1910. Die Physiologie des Fazettenauges. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, v. 2, p. 431—516, f. 22.

— 1911. Über die Wanderung des Irispigments im Fazettenauge. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Physiol., v. 30, p. 169—180, f. 2.

Engelmann, F. W.: 1885. Über Bewegungen der Zapfen und der Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Arch. f. ges. Physiol., v. 35, p. 498—508.

Exner, S.: 1875. Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitz. Ber. Ak. Wien, v. 63, Abt. III, p. 156—190, t. 1.

— 1885. Ein Mikrorefraktometer. Arch. mikr. Anat., v. 25, p. 97, t. IV.

— 1886. Über Zylinder, welche optische Bilder entwerfen. Arch. ges. Physiol. (Pflüger), v. 38, p. 274, 10 Holzschnitte.

— 1886. Nachtrag zu der Abhandlung »Über Zylinder, welche optische Bilder entwerfen«. Arch. ges. Physiol. (Pflüger), v. 39.

— 1891. Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten. Wien, p. VI, 206, t. 7, t. 23.

Frisch, K., v.: 1908. Studien über die Pigmentverschiebung im Fazettenauge. Biol. Zentralbl., v. 28, p. 662—670 und 698—704.

Fröschel, P.: 1908. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Sitz. Ber. d. Ak. Wien, Bd. 117.

— 1909. Über ein allgemeines reizphysiologisches Gesetz. Naturwissenschaftliche Wochenschrift, Bd. 24, Nr. 27, 1909.

— 1909. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. II. Mitteilung. Sitz. Ber. d. Ak. Wien, Bd. 118.

Helmholtz, H.: 1867. Handbuch der physiologischen Optik. Leipzig, 1867.

Hofmeister, W.: 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.

Kiesel, A.: 1894. Untersuchungen zur Physiologie des fazettierten Auges. Sitz. Ber. d. Ak. Wien v. 102, p. 97—130, t. 1, Fig. 6.

Müller-Pouillets: 1907. Lehrbuch der Physik, 2. Bd.

Nernst: 1907. Theoretische Chemie, 5. Aufl.

Nernst-Schönfließ: 1907. Einführung in die mathematische Behandlung der Naturwissenschaften

Parker, G. H.: 1891. The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Harvard, v. 21, p. 45—140, t. 1—10.

— 1897. Photomechanical Changes in the Retinal Pigment Cells of Palaemonetes, and their Relation to the Central Nervous System. Bull. Mus. Harvard, v. 30, p. 275—300, t. 1.

— 1899. The Photomechanical Changes in the Retinal Pigment of Gammarus. Bull. Mus. Harvard, v. 30, p. 143—148, t. 1.

Plotnikow, Joh.: 1912. Photochemische Versuchstechnik. Leipzig.

Stefanowska, M.: 1899. La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Genève.

Szczawinska, W.: 1890. Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches experimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides. Arch. Biol., v. 10, p. 523—566, t. 16, 17.

Trojan, E.: 1912. Das Auge von Palaemon squilla. Denkschr. Ak. Wien, v. 88, p. 1—54, t. 1—6.